ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 68
3
МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 68 (1983) № 3

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 002.01 : 581.9 (47+57)

В. И. Василевич

О ПРОЕКТЕ МНОГОТОМНОГО ИЗДАНИЯ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СССР»

V. I. VASILEVICH. ON THE PROJECT OF PUBLISHING OF THE «VEGETATION OF THE USSR» IN MANY VOLUMES

Начавшееся с конца XIX в. интенсивное геоботаническое изучение растительности нашей страны привело к накоплению громадного фактического материала, опубликованного в большом числе журнальных статей и монографий. В связи со спецификой работы геоботаников все эти исследования неизбежно носили региональный характер. В результате появились обзоры и классификации растительности более или менее крупных областей, но сравнение аналогичных синтаксонов в разных областях проводилось крайне редко. Такое сравнение затруднено из-за отсутствия во многих публикациях первичных геоботанических материалов и из-за отсутствия хранилищ геоботанических описаний (фитоценотек), в которых накапливались бы геоботанические описания из разных регионов СССР и которыми можно было бы пользоваться так же, как систематики пользуются гербариями. Сравнение затрудняется и из-за крайне нечетких диагнозов выделяемых единиц и отсутствия общепринятой номенклатуры. Нередко под одним и тем же названием у разных авторов приводятся совершенно разные синтаксоны, а многие синтаксоны имеют большое число разных названий. Перестройки классификации проводятся постоянно. Понятно, что это неизбежный процесс, но во многих случаях не удается найти каких-либо обоснований производимым изменениям.

Необходимость в работах, где один синтаксон рассматривался бы на всем его ареале, стала ощущаться еще в 30-е годы. В это время А. П. Шенников (1935) выступил с программой монографического изучения формаций растительности. Но эта программа не была реализована, по-видимому, из-за вышеупомянутых трудностей. Один исследователь не мог собрать материалы по всему ареалу формации, а сведения в литературе были слишком отрывочны и противоречивы. Однако еще в довоенные годы был составлен первый обзор «Растительность СССР» (1938, 1940), последний, 3-й том которого, посвященный лесной и водной растительности, не был издан.

В послевоенные годы в связи с работой над «Геоботанической картой СССР» масштаба 1 : 4 000 000 был опубликован двухтомный «Растительный покров СССР» (1956). Это единственное издание, где дается обзор всей растительности СССР. Но то, что оно является пояснительным текстом к карте, определило его некоторые особенности. В нем уделяется очень мало внимания типам сообществ, обычно не занимающим больших площадей и в связи с этим не показанным на карте. Это водная, сорная, рудеральная растительность. В соответствии с этим детальность классификации не шла далее того, что было необходимо для легенды карты. Недавно опубликованная «Растительность европейской части СССР» (1980) также является пояснительным текстом к карте и построена в общем по тому же плану. Отличает это издание большее число региональных подразделений растительности, что, по-моему, нанесло ущерб типологической ясности.

Опыт создания подобных крупных работ невелик и за рубежом. Из национальных сводок лучшей является «Растительный покров Польши» («Szata. . .»,

1972), выдержавший два издания. «Продромус растительности Европы» издается крайне медленно. Эта работа была задумана как критический пересмотр всей системы растительных сообществ Европы. Для обработки материалов привлекаются современные методы количественной классификации. Но пока вышел лишь один небольшой томик, посвященный классу Spartinetea (Beeftink, Géhu, 1973). Имеется проект создания классификации растительности Северной Европы (Påhlsson, 1979).

Предполагаемое издание «Растительность СССР» должно послужить основой для создания единой классификации растительности нашей страны, выявить белые пятна в ее геоботанической изученности и по возможности заполнить их. Основное содержание этого издания должна составить классификация растительных сообществ страны с возможно более полной характеристикой каждого выделенного синтаксона. Не во всех случаях классификацию можно будет довести до растительных ассоциаций, нередко придется ограничиваться выделением и описанием более крупных синтаксонов там, где недостаток материала не позволит более дробного деления.

Все издание должно быть построено по типологическому принципу, хотя это значительно более сложно, чем региональное построение. Но иначе не создать единой классификации растительности для всей территории СССР и не установить соотношений между синтаксонами, выделяемыми в разных регионах.

Какими же материалами мы располагаем для выполнения этой работы? Литература, посвященная геоботаническому описанию растительности нашей страны, весьма и весьма обширна, но работы, где описываются отдельные растительные формации, такие, как, например, книга Л. П. Рысина (1975) о сосняках европейской части СССР, чрезвычайно редки. Во многих геоботанических работах, выходящих в нашей стране, зачастую приводятся только одни названия растительных ассоциаций и других синтаксономических единиц, да и в установлении этих названий царит полный произвол. У нас нет по существу никаких номенклатурных правил. Это в значительной мере обесценивает многие работы по классификации растительности. Во многих работах отсутствуют ссылки на классификации, выполненные ранее в этом же регионе, и не обосновываются изменения, которые автор считает нужным в них вносить; не сравниваются классификации тех же единиц растительности, проведенные по материалам из соседних регионов.

В некоторых республиках (Украина, Белоруссия) положение значительно лучше, так как там созданы обзорные работы, в которых излагаются более или менее общепринятые схемы классификации растительности («Рослинність УССР», 1968, 1969, 1971, 1973; Юркевич и др., 1979). В работах такого рода каждому синтаксону должен быть дан ясный и недвусмысленный диагноз, на основании которого можно было бы решать вопрос о принадлежности конкретных геоботанических описаний к тому или иному синтаксону. Форму такого диагноза необходимо разработать на первых этапах работы. Эти диагнозы могут быть в виде таблиц, подобных тем диагностическим таблицам, которые используются западноевропейскими геоботаниками. Можно применять для этого и логические формулы, соединяя в диагнозе обозначения отдельных видов или их групп логическими знаками «и», «или», «нет» и т. п. (Боч, Василевич, 1980а). Каждый такой диагноз должен иметь и текстовую часть. Диагноз должен четко определять место каждого синтаксона в ряду более высоких единиц и его отношение к соседним синтаксонам того же ранга.

В связи с вопросом о диагнозе стоит вопрос и о публикации конкретных геоботанических описаний. Нередко с этим связывают все трудности в нашей работе по классификации растительности. Я думаю, что это не вполне так, хотя охотно признаю, что публикация сводных списков — наиболее объективная форма характеристики растительных ассоциаций и других синтаксонов. Она позволяет производить критический анализ выделенных синтаксонов и перегруппировку описаний. Но, естественно, эта форма приведения данных чрезвычайно громоздка. Каков бы ни был объем предлагаемой сводки, мы не сможем охарактеризовать каждый выделенный синтаксон достаточно большим числом геоботанических описаний.

У геоботаников Западной Европы сейчас получает распространение правило: при описании нового синтаксона публиковать типовое геоботаническое описание. Это правило введено даже в «Кодекс фитосоциологической номенклатуры» (Barkman et al., 1976). Вреда это, конечно не приносит, но и польза от этого, по-моему, невелика. Мне кажется, что многие растительные ассоциации, каким бы способом мы их ни выделяли, не могут быть удовлетворительно охарактеризованы одним типовым описанием. Для этого растительные ассоциации слишком вариабельны. Средняя или мода, которую чрезвычайно трудно определить, не дадут представления о тех особенностях, на основании которых выделен данный синтаксон. Остается только одно — искать какие-то обобщенные способы характеристики синтаксонов. Конкретные геоботанические описания в подобных работах могут играть лишь роль иллюстраций.

Работу по подготовке этого издания необходимо начать с разработки классификационной схемы растительности, и начать ее надо, естественно, с высших единиц. Высшей единицей у нас обычно считается тип растительности, за основу выделения которого берется господствующая экобиоморфа. Но трудно сказать, до какой подробности следует доводить классификацию экобиоморф для этих целей. Видимо, следует избегать таких эпитетов, как «микротермные», «гипергекистотермные» и т. п., так как такие категории обычно не основываются на каких-либо наблюдениях экологии видов, а отражают лишь их географическое распространение, в связи с чем уместнее эпитеты «арктические», «бореальные» и т. п.

Кроме того, тип растительности, очевидно, должен характеризоваться определенной спецификой флористического состава. Каждый тип растительности должен иметь достаточно большую группу видов, фитоценотические оптимумы которых находятся в этом типе.

Выделить зональные типы растительности большого труда не представляет. Это неоднократно делалось для крупных регионов СССР. И если в этом вопросе нет полного единства, то все же имеются достаточно аргументированные точки зрения, которые могут быть основой для работы.

Гораздо хуже обстоит дело с незональными типами растительности, сведения о которых в литературе весьма скудны. Так, например, мы мало знаем о сорных сообществах (не о сорной флоре), о растительности морских побережий, петрофитной растительности и т. п. Геоботаники Западной и Центральной Европы выделяют класс Asplenietea rupestris Br.-Bl. 1926, представляющий растительные сообщества скал. Класс Sedo—Scleranthetea объединяет травяные сообщества на песках и кислых скалах. Судя по местообитаниям и флоре, такие сообщества у нас есть, но мы ничего не знаем о них из нашей литературы.

Число типов растительности территории СССР составит, по-видимому, 5—6 десятков. Их необходимо объединять в группы типов растительности. И здесь снова возникают сложности, так как в понимании этой единицы нет единообразия: с одной стороны, выделяются древесная, кустарниковая, травянистая группы типов, а с другой — аридная, гумидная и т. п. То и другое не очень удачно, так как принимается во внимание лишь что-то одно: господствующая биоморфа или отношения к одному фактору среды. И если лесная группа типов представляется относительно естественным объединением, то вряд ли имеет смысл объединять вместе все кустарниковые сообщества. Кустарниковые сообщества зон тундры, лесной, степной и пустынной не имеют между собой ничего общего.

Стремление выделять все синтаксоны одного ранга на основании одного какого-то критерия в большинстве случаев не дает желаемых результатов. И, видимо, от этого принципа следует отказаться. Ведь он уже давным-давно не используется в систематике растений и животных. По-моему, для выделения типов растительности и других синтаксономических единиц возможно использование самых разных критериев (Василевич, 1975). Одни типы растительности хорошо выделяются по господствующей экобиоморфе, а другие характеризуются лишь определенным сочетанием экобиоморф. Одни формации, выделенные по доминирующему виду, оказываются довольно естественными единицами, другие — крайне искусственными.

Но при таком «многопринципном» подходе к выделению синтаксонов, разумеется, возникает вопрос о критериях их качества, иначе говоря, естественности. На основании чего мы можем судить, что классификация оказалась удачной, а выделенные синтаксоны «хорошими», естественными? Прежде всего на основании сходства по тем признакам, по тем параметрам, которые не использовались при проведении деления, а являются его следствием. Это и покажет, насколько удачно были выбраны признаки, использованные при делении. Синтаксон, выделенный по доминирующему виду, следует признать хорошим синтаксоном, если сообщества, его составляющие, характеризуются определенными особенностями видового состава, особенностями условий местообитания, своеобразным спектром экологических групп, географических элементов и т. д.

Необходима осторожность при использовании доминантов в качестве основы для выделения формаций и ассоциаций. Во-первых, некоторые доминанты способны доминировать в широкой амплитуде условий среды и выделяемые на такой основе синтаксоны оказываются слишком разнородными по всем основным признакам. Так обстоит дело с некоторыми луговыми формациями, которые приходится делить и относить разные части к разным классам формаций. Так поступает Е. П. Матвеева (1967) со щучковой формацией, относя ее к настоящим и торфянистым лугам, а Г. Г. Павлова (1980) рассматривает формацию Poa angustifolia среди настоящих и остепненных лугов. Во-вторых, нужно учитывать фитоценотическую замещаемость видов. Амплитуды многих видов сильно перекрываются, и в общей части амплитуды может доминировать то один, то другой вид, а так как воздействие видов на среду относительно неспецифично, то замена одного доминирующего вида другим не отражается заметным образом на растительных сообществах в целом. Фитоценотическая замещаемость видов изучена пока слабо. Б. М. Миркин и др. (1968) показали, что в пойменных лесах осокорь, ветла и белый тополь могут замещать друг друга, не вызывая существенных изменений в травяном ярусе, а мы (Боч, Василевич, 1980б) нашли, что на склоне верхового болота мочажины с *Sphagnum cuspidatum*, *S. balticum* и *S. fallax* чередуются без всякого порядка и преобладание того или иного вида не определяется различиями в увлажнении и трофности мочажин.

Встает вопрос, в какой мере следует использовать при работе над данной сводкой принципы и методы школы Браун-Бланке? Отношение советских геоботаников к этой школе складывается довольно неоднозначно. Те, кто ее критиковали (Ниценко, 1956; Шенников, 1956), и те, кто ее теперь хвалят (Миркин, 1978; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1980), очевидно, не читали конкретных работ бланкистов, посвященных отдельным синтаксонам или отдельным районам. По крайней мере, ссылок на эти работы ни у тех, ни у других нет. Я думаю, что если бы наши геоботаники были знакомы с этими работами, и восторги, и хула были бы гораздо умереннее.

Я бы не сказал, что у этой школы есть четкая и разработанная теоретическая платформа и методика классификации. Основные усилия геоботаники Западной Европы тратят на создание конкретных классификаций и добились в этом больших успехов. Верные виды давно перестали быть основным критерием выделения синтаксонов. Но они «заставляют работать» почти весь флористический состав сообществ, определяя место того или иного синтаксона по соотношению групп видов, характеризующих определенные классы, порядки, союзы. Нередко ассоциации выделяются по доминирующим видам, т. е. единственным характерным видом является этот доминант. Знакомство с польской и чехословацкой геоботанической литературой дает нам возможность найти на территории СССР аналоги выделяемых в этой литературе ассоциаций. Многие эти ассоциации имеют несколько видов, доминирующих во всех сообществах данной ассоциации, или группу фитоценотически замещающих видов, из которых в разных сообществах доминирует то один, то другой. И для ассоциаций, и для более высоких синтаксонов характерна и физиономическая однородность, т. е. определенный набор ярусов, определенный состав биоморф.

Ассоциации, которые сейчас выделяют в Центральной Европе, стали значительно у́же, чем были в 30—40-е гг., но все же они значительно шире того,

что привыкли выделять мы. Но нужны ли нам наши узкие ассоциации? Посмотрите наши монографии, посвященные любому типу или формации растительности, например еловым лесам (Юркевич и др., 1971), мелколиственным лесам (Ниценко, 1972), суходольным лугам (Павлова, 1980), растительности гор (Павлов, 1980). Авторы этих монографий только называют растительные ассоциации, но не дают им никакой детальной характеристики. Основное внимание они уделяют более крупным единицам: типам леса, группам ассоциаций, формациям. Но где же и характеризовать растительные ассоциации, как не в таких монографиях? Очевидно, авторы этих работ сами чувствуют, что их ассоциации слишком мелки и им нельзя придавать большого значения при характеристике растительного покрова.

Сейчас в нашей стране получает распространение направление в классификации растительности, которое можно назвать «уфимской версией» браунбланкизма. По-моему, это направление имеет мало общего с тем, что существует в настоящее время в Западной и Центральной Европе. Для него характерны полный отказ от учета доминирования видов, характеристика высших синтаксонов очень малым числом диагностических видов, полное пренебрежение к структурным признакам: ярусности, экобиоморфам (Василевич и др., 1981).

Каждый синтаксон, который будет описан в «Растительности СССР», должен получить строго определенное латинское название, желательно с автором, последующее изменение названия возможно лишь при достаточно весомых обоснованиях. Латинское название не обязательно должно быть точным переводом соответствующего русского названия, как и принято в западно-европейских странах (например, anspruchsvolle Laubmischwälder. — кл. Querco-Fagetea, Feuchtwiesen — пор. Molinietalia, Trockenrasen — кл. Festuco-Brometea и т. д., Tüxen, 1955). Но все же потребуется разработка определенных правил номенклатуры или принятие того Кодекса, который существует в Западной Европе. Отсутствие в Западной Европе единиц выше класса делает существующие там номенклатурные правила не очень удобными для наших целей.

Характеристика синтаксона должна содержать следующие пункты:

1) Название и синонимику.
2) Диагностические признаки.
3) Описание ярусного строения и мозаичности.
4) Указание на соотношение жизненных форм и экологических групп видов.
5) Положение в сукцессионных рядах.
6) Ареал, включая и краткую характеристику зарубежной части ареала.
7) Историю, только для высших единиц, кратко, и там, где это необходимо.

Возможны разные варианты характеристики в зависимости от того, является ли данный синтаксон конечным или он подразделяется далее на подчиненные синтаксоны.

В связи с тем что по многим синтаксонам в литературе имеется совершенно недостаточная информация, а знания многих геоботаников неизбежно регионально ограниченны, для написания текста по синтаксонам с широким ареалом придется прибегнуть к такому способу: поручать составление его характеристики в разных регионах разным лицам, а затем под руководством одного из них писать общий текст на основе региональных. Это очень сложный, но в ряде случаев единственно возможный путь.

Для проведения подготовительной работы создана рабочая группа: В. И. Василевич (председатель), В. Д. Александрова, М. С. Боч, В. С. Ипатов, З. В. Карамышева, В. Н. Павлов, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Эта группа должна подготовить проект классификации растительности СССР, который следует довести до такой степени детальности, чтобы можно было распределить работу между отдельными авторскими коллективами. При этом придется уделить большое внимание разграничению отдельных типов растительности и более низких синтаксонов, чтобы одни и те же синтаксоны не были описаны в разных местах два раза, а другие пропущены.

Кроме того, необходимо разработать четкую инструкцию для авторов, чтобы сделать описания синтаксонов возможно более единообразными. Для решения этих вопросов намечается организовать несколько рабочих совещаний.

Это издание может быть осуществлено лишь совместными усилиями большого числа геоботаников из разных научных центров нашей страны, которые будут участвовать не только в написании текста, но и в заполнении белых пятен в геоботанической изученности страны, собирая и обрабатывая материалы по тем районам и типам растительности, которые до сих пор нам известны очень плохо.

Объем всего издания планируется в 20 томов. Это позволит свести воедино, хотя и в сжатой форме, всю основную информацию о растительных сообществах СССР. Очевидно, на выполнение этой работы потребуется не менее 20 лет.

Рабочая группа будет признательна всем коллегам-геоботаникам за предложения и замечания, связанные со всеми разделами выполнения и организации этой большой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., Василевич В. И. (1980а). Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Предуралье). В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск. — Боч М. С., Василевич В. И. (1980б). Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса. Экология, 3. — Василевич В. И. (1975). Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. Бот. ж., 60, 1. — Василевич В. И., Гуричева Н.П., Карамышева З. В., Матвеева Е. П. (1981). (Рецензия). Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 66, 12. — Матвеева Е. П. (1967). Луга Советской Прибалтики. Л., Наука. — Миркин Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — Миркин Б. М., Ишбулатова Н. Г., Денисова А. В. (1968). О связи эдификаторов древесного яруса пойменных лесов Башкирии с травянистым ярусом и подлеском. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64. — Миркин Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1980). Об экологических классификациях растительности. В кн.: Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа. — Ниценко А. А. (1956). Франко-швейцарская геоботаническая школа на современном этапе. Бот. ж., 41, 6. — Ниценко А. А. (1972). Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., ЛГУ. — Павлов В. Н. (1980). Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М., МГУ. — Павлова Г. Г. (1980). Суходольные луга юга Средней Сибири. Новосибирск, Наука. — Растительность европейской части СССР. (1980). Л., Наука. — Растительность СССР. (1938, 1940). 1, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Растительный покров СССР. (1956). 1, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Рослинність УССР. (1968, 1969, 1971, 1973). Киев, Наукова думка. — Рысин Л. П. (1975). Сосновые леса европейской части СССР. М., Наука. — Шенников А. П. (1935). О монографическом изучении таксономических единиц растительности. Бот. ж., 20, 4. — Шенников А. П. (1956). Заметки о методике классификации растительности по Браун-Бланке. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. (1979). Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, Наука и техника. — Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. (1971). Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). Минск, Наука и техника. — Barkman J., Maravec J., Rauschert S. (1976). Code of phytosociological nomenclature. Vegetatio, 32, 3. — Beeftink W. G., Géhu J. M. (1973). Spartinetea maritimae. Prodr. group. vegetaux d'Europe, 1. — Påhlsson L. (1979). Representativa vegetationstyper i Nordenett hjälpmedel vid landskapsinventeringar? Svensk Bot. Tidskr., 73, 6. — Szata roślinna Polski. (1972). 1, 2. Warszawa. — Tüxen R. (1955). Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem., N. F., 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1982.

УДК 539.22 : 581.454 : 582.6/.9

Ю. В. Гамалей, М. В. Пахомова

МЕЛКИЕ ЖИЛКИ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ. I. СТРУКТУРА И ОСНОВЫ ТИПОЛОГИИ

YU. V. GAMALEY, M. V. PAKHOMOVA. MINOR VEINS OF DICOTYLEDONOUS LEAVES. I. STRUCTURE AND TYPOLOGY

Изучена структура окончаний проводящей системы листа (мелких жилок) у 120 видов двудольных, относящихся к 50 семействам. Приведены данные о гистологической и ультраструктурной организации мелких жилок. Описаны вариации структуры мелких жилок у двудольных. Выделены три типа мелких жилок. Обсуждаются их функциональные особенности.

Эволюция проводящих тканей у покрытосемянных шла в направлении усиления структурной дифференциации и функциональной специализации проводящих и паренхимных клеток. Наиболее специализированные ситовидные и трахеальные элементы появились во вторичных проводящих тканях стебля и корня — в зонах наиболее интенсивного осевого транспорта веществ. Специализация заключалась в развитии структур клеточной оболочки, повышающих эффективность осевого транспорта по полым клеткам. Паренхимные элементы флоэмы и ксилемы (клетки-спутники, околососудистые клетки), наоборот, оказались более высоко специализированными в зонах интенсивного радиального транспорта (главным образом в окончаниях проводящей системы). Они специализировались как секреторные клетки, обеспечивающие направленное поступление или распределение веществ, транспортируемых по проводящей системе. Секреторная функция паренхимных клеток флоэмы особенно отчетливо выражена в окончаниях проводящей системы листа — мелких жилках. Здесь паренхимные клетки формируют флоэмный экссудат, осуществляя направленный перенос ассимилятов из клеток хлоренхимы в ситовидные элементы (Курсанов, 1976).

Ультраструктурная организация мелких жилок листа довольно подробно изучена на материале нескольких растений (*Beta* — Esau, 1967, 1972; Trip, Colvin, 1970; *Tetragonia* — Esau, Hoefert, 1971; *Fraxinus* — Гамалей, 1974; *Hieracium* — Peterson, Yeung, 1975; *Cucurbita* — Turgeon et al., 1975; *Cucumis* — Васильев, 1978; *Zea* — Evert, 1980). Первые попытки сравнительного исследования ультраструктуры мелких жилок у растений, относящихся к разным таксономическим группам покрытосемянных, принадлежат J. Pate и B. Gunning (1969), Ю. В. Гамалею (1974), R. Evert (1980). Авторы этих исследований показали, что у покрытосемянных в мелких жилках листа встречаются несколько типов паренхимных клеток флоэмы, выполняющих одну и ту же основную функцию — секрецию сахаров, но отличающихся по ряду структурных признаков. Продолжая эту работу, мы пошли по пути уточнения особенностей структуры этих клеточных типов и более детального изучения их распространения среди двудольных.

Материал и методика

С помощью методов световой и электронной микроскопии изучена структура мелких жилок у 120 видов двудольных, относящихся к 50 семействам. Выбор объектов производился таким образом, чтобы охватить исследованиями все

основные порядки двудольных. Материал для исследований — зрелые листья растений — собран и зафиксирован в разные годы в оранжереях и парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), в дендрарии и интродукционном питомнике Никитского ботанического сада, в Хоперском государственном заповеднике, в МНР во время экспедиции по Заалтайской Гоби.

Объектом электронно-микроскопических исследований были окончания проводящей системы листа — жилки 4-го, 5-го порядков ветвления. Приготовление препаратов для электронной микроскопии проводилось по стандартной методике: ткань листа фиксировали 3% глутаровым альдегидом и 2% осмиевой кислотой и заключали в эпон; срезы контрастировали цитратом свинца и уранилацетатом. Для некоторых растений, кроме глутар-осмиевой фиксации, использовали фиксацию 2% $KMnO_4$. Срезы получены на ультратоме «Reichert», снимки — на электронном микроскопе JEM-7A.

Для сравнительной характеристики паренхимных клеток мелких жилок использовали количественные показатели — численность рибосом на единице площади среза, парциальный объем органелл, среднее число тилакоидов в гранах хлоропластов; измерения проводили по цитоморфометрическим методикам, описанным в предыдущих работах (Гамалей, 1976, 1977). На материале нескольких растений изучена объемная структура паренхимных клеток методом трехмерной реконструкции их по серийным срезам (Гамалей, Пахомова, 1978, 1981).

Результаты и обсуждение

У подавляющего большинства изученных растений мелкие жилки листа состоят из трех типов клеток: трахеальных элементов ксилемы, ситовидных и паренхимных элементов флоэмы. На поперечных срезах жилок каждый из типов представлен всего несколькими клетками (рис. 1). В количественном отношении доминируют паренхимные элементы флоэмы, их процент возрастает по мере приближения к окончаниям жилок. Ксилемная паренхима обычно отсутствует. Разнообразие топографии клеток в мелких жилках удалось свести к трем основным типам, различающимся расположением паренхимных элементов (рис. 1).

У сравнительно небольшого числа изученных растений (главным образом древесных) флоэма в мелких жилках заканчивается раньше ксилемы, в этом случае окончания жилок состоят только из трахеальных элементов (ксилемные окончания). В литературе есть сведения о существовании и обратного структурного варианта — окончаний, состоящих только из флоэмных элементов (De Morretes, 1962; Esau, 1969); у изученных нами растений такой тип окончаний не встречался.

Трахеальные элементы

Трахеальные элементы в мелких жилках листа представлены трахеидами с кольчатыми или спиральными утолщениями оболочки, т. е. наиболее примитивными проводящими элементами ксилемы. В ксилемных окончаниях жилок в контакте с трахеидами могут находиться волокна, склереиды, гидроциты (крупные клетки со спиральными, сетчатыми или пористыми утолщениями оболочки). Число трахеид на поперечном срезе жилки колеблется от одной до нескольких, ближе к ее окончанию трахеид обычно меньше, но самое окончание может быть вновь расширено за счет увеличения числа трахеид, склереид или гидроцитов.

Структура трахеальных элементов мелких жилок не имеет ярко выраженной таксономической специфики. В отдельных группах растений наблюдаются небольшие вариации формы клеток, и на этом признаке иногда строится классификация мелких жилок листа двудольных (Strain, 1933; Metcalfe, Chalk, 1979; Inamdar, Murthy, 1981).

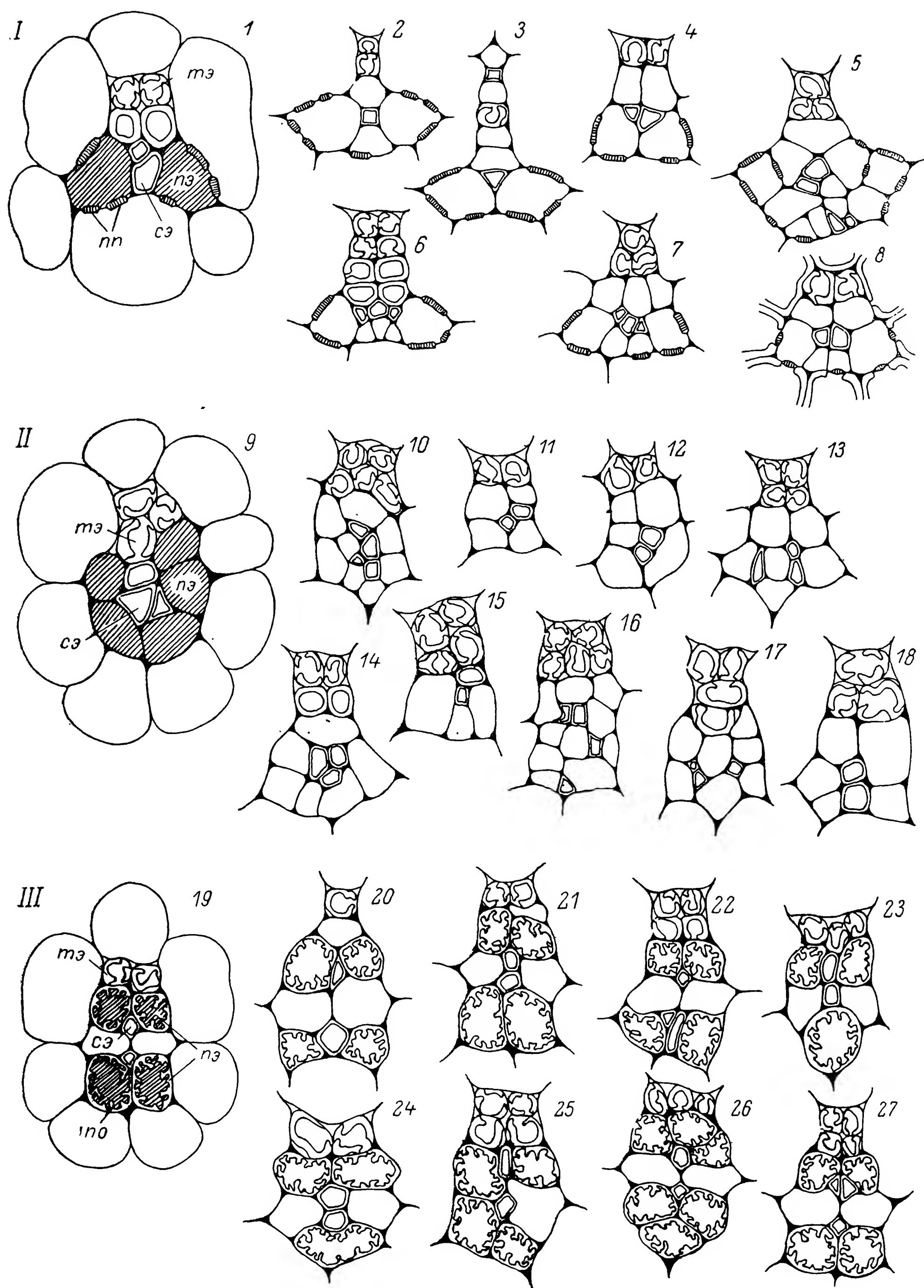


Рис. 1. Типы мелких жилок, различающиеся расположением и структурой паренхимных клеток:

I тип — паренхимные клетки с обширными плазмодесменными полями располагаются на флоэмной стороне по краям пучка, придавая ему характерную трехгранную форму (*1* — *Fraxinus excelsior*, *2* — *Lycopus europaeus*, *3* — *Cucurbita pepo*, *4* — *Vitis vinifera*, *5* — *Acer pseudoplatanus*, *6* — *Syringa vulgaris*, *7* — *Salix babylonica*, *8* — *Tilia cordata*); *II* тип — паренхимные клетки без плазмодесменных полей (кроме стенки, общей с ситовидными элементами) располагаются вокруг ситовидных элементов без определенной закономерности (*9* — *Ricinus communis*, *10* — *Halerpestes ruthenica*, *11* — *Nymphaea lotus*, *12* — *Prunus cerasifera*, *13* — *Fragaria vesca*, *14* — *Campanula kemularia*, *15* — *Plantago major*, *16* — *Barbarea vulgaris*, *17* — *Beta vulgaris*, *18* — *Scopolia stramonifolia*); *III* тип — паренхимные клетки с протуберанцами оболочки располагаются двумя раздельными группами вдоль вертикальной оси пучка, одна группа разделяет трахеальные и ситовидные элементы, другая — ситовидные элементы и клетки обкладки (или хлоренхимы) на флоэмной стороне пучка (*19* — *Senecio vulgaris*, *20* — *Tagetes patula*, *21* — *Inula helenium*, *22* — *Anacyclus pyrethrum*, *23* — *Chrysanthemum frutescens*, *24* — *Mimosa pudica*, *25* — *Caragana arborescens*, *26* — *Trifolium repens*, *27* — *Lathyrus pratensis*). *тэ* — трахеальные элементы, *сэ* — ситовидные элементы, *пэ* — паренхимные элементы, *пп* — плазмодесменные поля, *по* — протуберанцы оболочки.

Ситовидные элементы

Ситовидные элементы мелких жилок — очень узкие (2—10 мкм в поперечнике) длинные клетки, соединенные между собой наклонными, почти продольными ситовидными пластинками и многочисленными латеральными двухсторонними ситовидными полями. Отверстия ситовидных пластинок и полей сравнительно мелкие — 100—150 нм. С соседними паренхимными клетками их связывает большое число односторонних ситовидных полей, переходящих в плазмодесменные поля паренхимных клеток. По сравнению с ситовидными трубками осевой флоэмы ситовидные элементы мелких жилок содержат довольно много пластид, митохондрий, элементов эндоплазматического ретикулума, но мало флоэмных структурных белков (Ф-белков). Все перечисленные признаки позволяют определить ситовидные элементы мелких жилок как довольно примитивные (по мнению K. Esau, 1969, — они самые примитивные в растении).

Среди таксономических вариаций структуры ситовидных элементов известны различия по типу пластид (Behnke, 1977) и по встречаемости разных форм Ф-белков (Cronshaw, 1975; Sabnis, Hart, 1979). Пластиды ситовидных элементов по пигментному составу являются лейкопластами, а по набору запасных веществ, согласно классификации H.-D. Behnke (1977), могут быть: 1) белковыми (содержащими наряду с крахмалом запасной белок); 2) крахмальными (содержащими только крахмал); 3) пустыми (не имеющими ни белка, ни крахмала). Behnke (1972, 1977) отмечает, что тип пластид ситовидных элементов стабилен для вида и не зависит от положения клеток внутри флоэмы. Наши наблюдения это подтвердили: на материале ситовидных элементов мелких жилок мы получили такое же таксономическое распределение типов пластид, как и опубликованное Behnke (1977) на материале ситовидных элементов из разных частей флоэмы. Наблюдения за развитием клеток флоэмы показали, что накопление белка и (или) крахмала в пластидах относится к периоду развития прокамбиальных инициалей. В дифференцирующихся и зрелых ситовидных элементах наблюдается только сокращение запасов этих веществ, часто до полной их утраты в зрелых клетках — бескрахмальные (пустые) пластиды встречаются на поздних стадиях развития ситовидных элементов как производные от крахмальных пластид (Hoefert, 1980). Некоторые специфические формы белка (фибриллярный белок) или крахмала (гранулярный крахмал), свойственные только пластидам ситовидных элементов, оказались промежуточной формой распада белковых кристаллов (рис. 2, *а* — см. вклейку) или крахмальных зерен (рис. 2, *б*, *в*). Редукция пластидного аппарата в ходе онтогенетического развития ситовидных элементов выражается в сокращении численности пластид и в постепенной утрате обычных структур и функций, свойственных этим органеллам. По мнению Behnke (1977), таковы же основные тенденции филогенетического развития пластид в ситовидных элементах цветковых.

Количество Ф-белков в ситовидных элементах мелких жилок сравнительно невелико, но формовое разнообразие такое же отчетливое (рис. 2, *г*, *д*), как и в других частях флоэмы. У некоторых растений иногда можно наблюдать сразу несколько форм Ф-белков в одной клетке (трубчатую, фибриллярную, гранулярную), но чаще они встречаются у разных растений, причем в этом случае каждая из форм может иметь видовую специфику по размеру составляющих субъединиц и их компоновке. Разнообразие Ф-белков по структуре и химическому составу, подтверждаемое и биохимическими тестами (раздельное разрушение протеазами — Oberhäuser, Kollmann, 1977), пока не удается полностью объяснить ни видовой спецификой растений (Cronshaw, 1975), ни онтогенетическими трансформациями Ф-белковых структур (Parthasarathy, 1975), хотя оба объяснения, по-видимому, содержат долю правоты, хорошо согласуются с наблюдениями и заслуживают дальнейших уточнений.

В остальном структура ситовидных элементов мелких жилок оказалась у всех изученных растений сходной. Их митохондрии всегда находятся в конденсированном состоянии и могут иметь контакт с частично или полностью окружающими их цистернами эндоплазматического ретикулума. Ретикулум

гладкий, представлен преимущественно цистернальной формой (характерное отличие от ситовидных клеток голосемянных); группы цистерн занимают париетальную позицию в клетке, вступают в контакт с плазмалеммой и образуют с ней единый мембранный комплекс. Количество каллозы в отверстиях ситовидных пластинок и полей непостоянно, но эти вариации не связаны с видовой спецификой растений. Таким образом, изучая структуру ситовидных элементов мелких жилок, мы не обнаружили новых признаков, которые могли бы иметь систематическое значение. Известная классификация ситовидных элементов по типам пластид (Behnke, 1977) оказалась приложимой и к ситовидным элементам мелких жилок.

Паренхимные элементы

В мелких жилках большинства изученных растений основным (часто единственным) типом паренхимных клеток являются клетки-спутники ситовидных элементов. Благодаря большому ядерно-цитоплазматическому отношению и высокой концентрации цитоплазматических рибосом за этими клетками закрепилась характеристика близких к меристематическим клеткам, т. е. слабо специализированных (Esau, 1969). С этим трудно полностью согласиться даже в отношении клеток-спутников осевой флоэмы. В мелких жилках листа и других зонах интенсивного радиального транспорта эти клетки имеют целый ряд признаков, свидетельствующих о высокой специализации и сближающих их скорее с типом секреторных клеток (Gunning, Pate, 1974; Esau, 1977; Гамалей, 1981). От спутников осевой флоэмы эти клетки отличаются бо́льшими размерами, слабой вакуолизацией, разнообразием структуры пластид, оригинальной формой хондриома (митохондриальный ретикулум), специфическими формами эндоплазматического ретикулума, некоторыми особенностями структуры клеточной оболочки (Гамалей, 1980, 1981). Проведенное нами сравнительное исследование показало, что эти клетки имеют определенную специфику у представителей разных групп растений, и это дало основание для выделения нескольких типов клеток-спутников, характерных для мелких жилок листа двудольных. Особенности их структуры оказались связанными с характером распределения клеток в мелких жилках (рис. 1).

Спутники с плазмодесменными полями. Свойственны жилкам I типа (рис. 1; 3, *а*, *б*). Клетки с обширными плазмодесменными полями располагаются на абаксиальной стороне пучка, окаймляя полукольцом группу ситовидных элементов. Пучок имеет симметричную структуру, наиболее крупные из клеток-спутников расположены по краям пучка, придавая ему характерную трехгранную форму. У растений с биколлатеральными пучками клетки-спутники адаксиальной флоэмы не имеют плазмодесменных полей (рис. 1).

Структура плазмодесменных полей первоначально была описана на материале мелких жилок *Fraxinus* (Гамалей, 1974), а затем выяснилось, что она характерна для представителей многих семейств двудольных. В результате сопоставления снимков продольных и поперечных срезов клеточной оболочки спутников (рис. 4, *а*, *б*) выяснилось, что плазмодесменные поля представляют собой локальные утолщения оболочки, довольно равномерно распределенные по ее поверхности (рис. 3, *в*). На каждом из утолщений располагается от нескольких десятков до нескольких сотен плазмодесм; общее число их в клетке достигает 15—20 тыс. В утолщенной части оболочки плазмодесмы ветвятся (рис. 3, *г*, *д*). Порядков ветвления может быть несколько, число их зависит от мощности утолщения. Если утолщение образуется только со стороны одной клетки, формируется одностороннее плазмодесменное поле с односторонним направлением ветвления плазмодесм (рис. 3, *г*). В том случае, когда оболочка утолщается в обеих клетках (стенка между двумя спутниками), образуется двустороннее поле с двусторонним направлением ветвления (рис. 3, *д*). Плазмодесмы обычно не имеют суженных или расширенных участков, в том числе и срединных лакун, их диаметр сохраняется более или менее постоянным (около 50 нм). Со стороны спутников они могут иметь небольшую каллозную обкладку. Плаз-

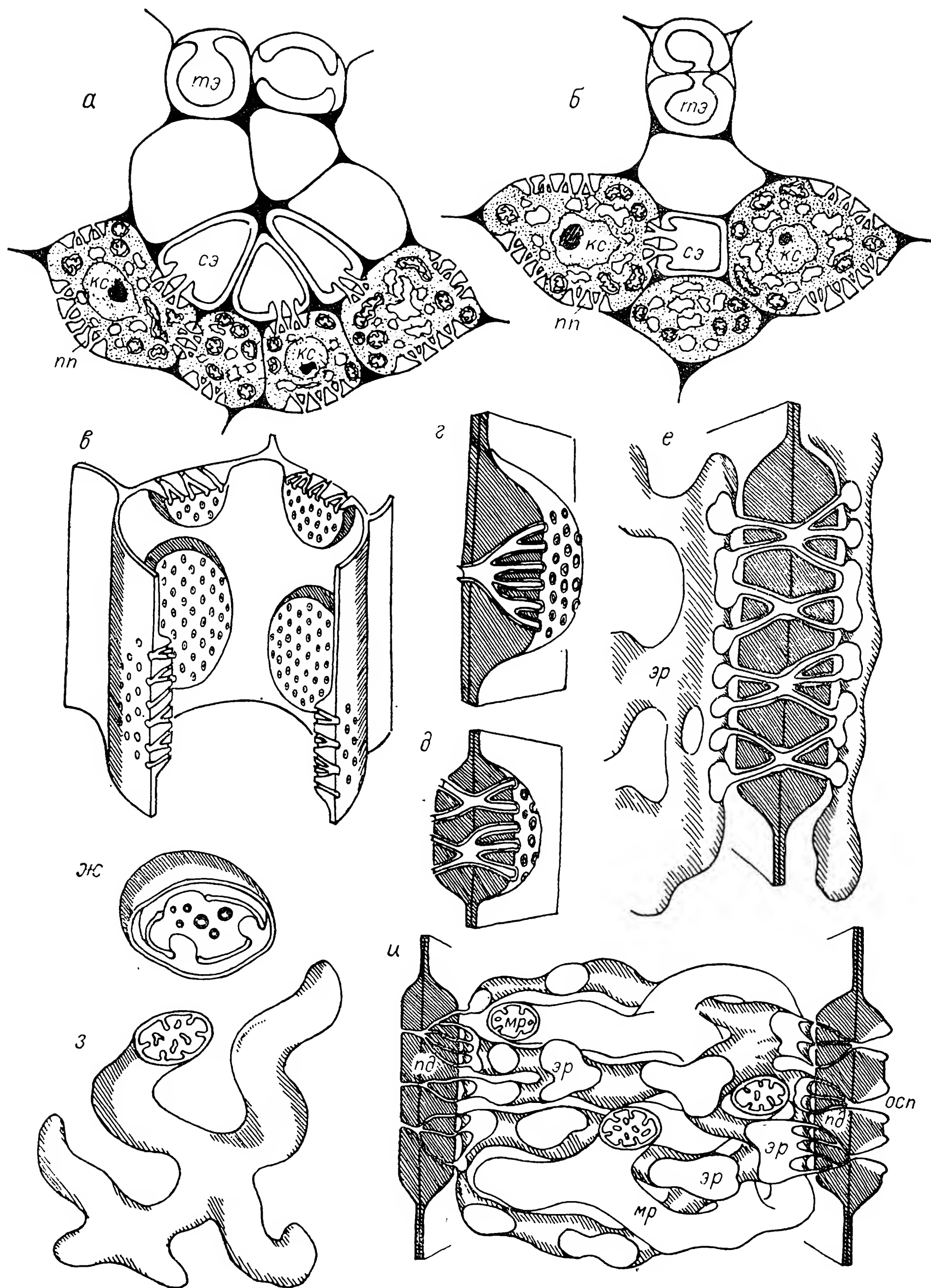


Рис. 3. Особенности структуры спутников ситовидных элементов в жилках I типа.

а, *б* — распределение спутников и плазмодесменных полей внутри пучка у *Fraxinus excelsior* (*а*) и *Lycopus europaeus* (*б*); *в* — структура плазмодесменных полей и их распределение на оболочке спутника; *г*, *д* — ветвление плазмодесм в одностороннем (*г*) и двустороннем (*д*) плазмодесменных полях; *е* — структура эндоплазматического ретикулума внутри и на поверхности плазмодесменного поля; *ж* — структура пластид (лейкопластов); *з* — структура митохондрий (митохондриального ретикулума); *и* — пространственное расположение эндоплазматического ретикулума, митохондриального ретикулума и плазмодесменных полей в спутнике. *кс* — клетка-спутник, *мр* — митохондриальный ретикулум, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *пд* — плазмодесма, *пп* — плазмодесменное поле, *осп* — отверстие ситовидного поля. Остальные обозначения, как на рис. 1.

модесменные поля спутников имеют структурное сходство с ситовидными полями и пластинками, и это не случайно — они являются онтогенетическими и филогенетическими их предшественниками (отверстия «сита» формируются из плазмодесм путем удаления трубки ретикулума). Симпластический контакт

на границе спутник—ситовидный элемент представляет собой сочетание нормальных плазмодесм, свойственных спутникам, с отверстиями, присущими ситовидным элементам (рис. 3, *и*). Первоначально в этой стенке закладываются обычные плазмодесмы, затем в ситовидном элементе они преобразуются в отверстия, а в спутнике сохраняют нормальную структуру.

Пластидный аппарат в таких клетках редуцирован: состоит из небольшого числа мелких бескрахмальных лейкопластов (рис. 3, *ж*; рис. 4, *д* — см. вклейку). Тилакоидная система в них отсутствует или ограничивается двумя-тремя разрозненными тилакоидами. Несмотря на это, с возрастом происходит накопление довольно крупных пластоглобул. Такие пластиды по структуре близки к пластидам ситовидных элементов и паренхимных клеток осевой флоэмы.

Хондриом, наоборот, чрезвычайно развит. Все исследователи, работавшие с клетками этого типа, отметили обилие митохондрий в них (Gunning, Pate, 1974; Turgeon et al., 1975, и др.). Восстанавливая структуру клеток по серийным срезам, мы убедились, что такое представление требует уточнения: характерная особенность спутников состоит не в высокой численности митохондрий, а в большой их протяженности и разветвленной структуре (Гамалей, Пахомова, 1978, 1981). Такой хондриом (рис. 3, *з*; 4, *е*), получивший в литературе наименование митохондриального ретикулума (Leedale, 1970; Бакеева и др., 1977), характерен для клеток с повышенным уровнем энергетического обмена и может быть связан либо с определенным типом их функциональной специализации, либо с определенной фазой развития (Бакеева и др., 1977); в клетках высших растений в норме он обнаружен впервые (ранее был описан как следствие аноксии — Андреева, Вартапетян, 1976). В какой мере он специфичен для спутников, возможно будет определить, лишь исследовав подобным образом структуру митохондрий в других типах растительных клеток. Предварительно можно предполагать, что митохондриальный ретикулум свойствен многим из секреторных клеток растений. Другие отличительные черты хондриома спутников — большая поверхность внутренней мембраны (высокая концентрация крист), сравнительно регулярное распределение нуклеоидов (ДНК-областей) вдоль оси органелл.

Еще одна характерная особенность клеток этого типа — наличие разветвленного эндоплазматического ретикулума, состоящего из гладкомембранных трубок большого диаметра (рис. 3, *и*; 4, *в*, *г*). На срезах такой эндоплазматический ретикулум может выглядеть подобно множеству мелких вакуолей (рис. 4, *в*), вследствие этого некоторые авторы считают характерными для спутников мелкие дискретные вакуоли, что несомненно является ошибкой. В некоторых спутниках на срезах встречаются довольно крупные вакуоли, и было интересно выяснить, входят ли они в состав эндоплазматической системы или изолированы. Реконструкция по серийным срезам дала возможность убедиться, что и эти структуры чаще всего являются локальными расширениями, сохраняющими связь с общей эндоплазматической системой клетки.

Схема, обобщающая результаты объемной реконструкции клеток этого типа (рис. 3, *и*), показывает пространственные взаимоотношения двух доминирующих структурных компонентов клеток: митохондриального и эндоплазматического ретикулумов. Согласно полученным данным, они организованы в виде двух переплетенных друг с другом сетей. Наиболее широкие трубки эндоплазматического ретикулума располагаются в глубине клетки, ближе к периферии они переходят в сеть более тонких трубок, проникающих в плазмодесмы. Митохондриальный ретикулум окаймляет наиболее крупные каналы эндоплазматического ретикулума.

С п у т н и к и б е з п л а з м о д е с м е н н ы х п о л е й. Свойственны жилкам II типа (рис. 1). Проводящий пучок часто несимметричен, ситовидные элементы и спутники распределены без определенной закономерности. В спутниках нет плазмодесменных полей, они имеют обычную первичную оболочку без утолщений (за исключением стенки, общей с ситовидными элементами, где, как и в клетках предыдущего типа, наблюдаются плазмодесменные поля (рис. 5, *б* — см. вклейку). Отдельные плазмодесмы или группы из нескольких плазмодесм в этих клетках встречаются, но сравнительно редко, число плазмо-

десм не превышает 10 % от того, которое характерно для клеток первого типа.

Пластиды представлены большим числом структурных вариантов, которые различаются по степени развития тилакоидной системы. Обычно это хлоропласты с небольшим числом тилакоидов. Они могут быть агранальными, имеющими только тилакоиды стромы (рис. 5, *в*, *г*), или гранальными (рис. 5, *а*), в последнем случае граны состоят не более чем из 4—5 тилакоидов. Число и размер пластид варьируют в больших пределах. У некоторых растений (виды *Ranunculaceae*, *Campanulaceae*) наряду с мелкими встречаются очень крупные пластиды, которые, судя по размеру и числу нуклеоидов, являются полиплоидными. В контакте с пластидами часто встречаются микротела (пероксисомы).

По другим признакам эти клетки не отличаются от описанных в предыдущем разделе.

Спутники с протуберанцами оболочки. Свойственны жилкам III типа (рис. 1; 6, *а*, *б*). Располагаются вдоль вертикальной оси пучка двумя симметричными группами. Одна группа, состоящая из пары клеток, лежит в центре пучка, разделяя трахеальные и ситовидные элементы, другая такая же — на абаксиальной стороне пучка между ситовидными элементами и клетками обкладки. Ситовидные элементы располагаются вдоль вертикальной оси пучка также двумя группами, разделенными паренхимными клетками иной структуры (клетки типа Б, по Pate и Gunning, 1969; клетки флоэмной паренхимы, по Esau, 1969).

Спутники этого типа подробно описаны в работах Pate и Gunning (1969, 1972). Их оболочка не содержит ни плазмодесменных полей, ни отдельных плазмодесм (за исключением стенки, обращенной к ситовидному элементу, которая устроена так же, как в вышеописанных типах спутников), но имеет другой, не менее характерный признак — выросты (рис. 6, *в*; рис. 7, *а*, *б* — см. вклейку), называемые протуберанцами оболочки, если они остаются изолированными друг от друга, или лабиринтом оболочки, если образуют единую сеть анастомозов (Gunning et al., 1968). Степень развития выростов и глубина их внедрения в цитоплазму могут варьировать даже в сходных клетках одного и того же растения. В одних клетках они занимают только периферическую позицию, в других — пронизывают всю толщу цитоплазмы и вступают в контакт с органеллами и расположенным в центре клетки ядром. Произведенная нами объемная реконструкция нескольких фрагментов спутников из мелких жилок *Lathyrus* и *Inula* показала, что даже при сравнительно небольшой концентрации выростов оболочки на срезах (рис. 7, *в*) в клетке они, как правило, соединены между собой в единый лабиринт (рис. 6, *в*). Отдельные протуберанцы встречаются только на начальном этапе развития клеток как предшественники лабиринта.

Пластиды в этих клетках представлены крупными хлоропластами с хорошо выраженной гранальной структурой (от 5 до 20 тилакоидов в гранах — рис. 6, *г*; 7, *г*). По степени развития гранальной структуры они могут не уступать пластидам хлоренхимы. Развитие гранальной системы коррелирует с мощностью лабиринта оболочки. Крахмал в таких пластидах может накапливаться, но обычно в меньших количествах, чем в пластидах хлоренхимы. Число пластид в спутниках невелико (обычно не более 3—4), но размер их таков, что они занимают значительную долю клеточного объема. Характерно положение пластид — они собраны в центре вокруг ядра (в противоположность пластидам хлоренхимы, располагающимся постенно). С возрастом в пластидах этого типа тоже накапливаются крупные пластоглобулы (размер пластоглобул — один из немногих надежных показателей возраста спутников).

Хондриом в количественном и структурном отношениях такой же, как в клетках с плазмодесменными полями — митохондриальный ретикулум (рис. 6, *д*). Разветвленные митохондрии образуют в периферической цитоплазме обширную сеть, переплетенную с лабиринтом оболочки (рис. 6, *е*; 7, *в*). Внешняя митохондриальная мембрана часто образует контакты с плазмалеммой, ограничивающей выросты. Митохондриальный ретикулум и в этих клетках отличается плотной упаковкой крист и относительно частой встречаемостью

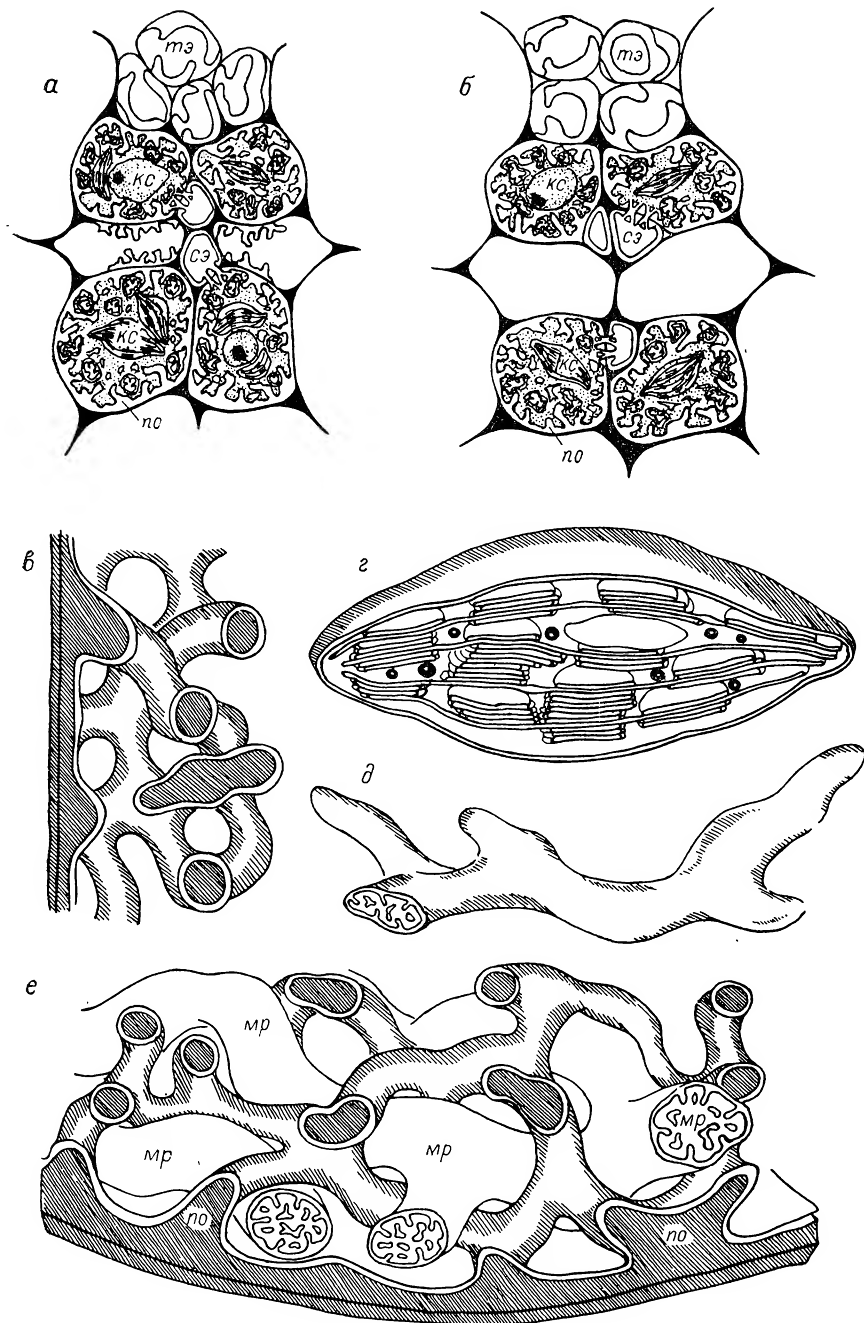


Рис. 6. Особенности структуры спутников ситовидных элементов в жилках III типа.

а, *б* — распределение спутников и протуберанцев оболочки внутри пучка у *Inula helenium* (*а*) и *Lathyrus pratensis* (*б*); *в* — структура оболочки спутников (лабиринт оболочки); *г* — структура пластид (хлоропластов); *д* — структура митохондрий (митохондриального ретикулума); *е* — пространственное расположение митохондриального ретикулума и лабиринта оболочки в спутнике. Обозначения, как на рис. 1 и 3.

ДНК-областей. Характерным цитоплазматическим компонентом этих клеток являются микротела (пероксисомы).

Эндоплазматический ретикулум развит слабо, но небольшое количество гранулярного и агранулярного ретикулума есть. Отличие клеток с протуберанцами от клеток с плазмодесменными полями по этому признаку является количественным и состоит главным образом в отсутствии крупных расширений агранулярного ретикулума. В этом типе клеток (в отличие от предыдущих)

Признаки типов мелких жилок, выделенных по структуре и расположению паренхимных клеток (клеток-спутников ситовидных элементов)

Признаки паренхимных клеток	Типы жилок		
	I	II	III
Расположение клеток в пучке	Одна симметричная группа на флоэмной стороне пучка	Диффузное	Две симметричные группы: в центре и на флоэмной стороне пучка
Наличие плазмодесменных полей	На всех стенках оболочки	Только на стенках, обращенных к ситовидным элементам	Только на стенках, обращенных к ситовидным элементам
Наличие протуберанцев оболочки	Нет	Нет	Есть
Тип пластид	Лейкопласты	Агранальные или примитивные гранальные хлоропласты	Гранальные хлоропласты
Наличие микротел	Нет	Есть	Много
Форма эндоплазматического ретикулума	Сеть широких агранулярных каналов	Преимущественно агранулярный	Гранулярный и агранулярный в небольших количествах

довольно часто встречаются диктиосомы, особенно на начальном этапе их развития, в период формирования лабиринта оболочки.

Обобщая вышеприведенные данные, следует заключить, что спутники ситовидных элементов в мелких жилках разных растений имеют ряд общих черт (большая величина клеток, полиплоидность ядра, высокая численность цитоплазматических рибосом, доминирование среди органелл полигеномного митохондриального ретикулума, слабая в целом вакуолизация клеток) и ряд варьирующих признаков, относящихся главным образом к особенностям организации клеточной поверхности, пластид, эндоплазматического ретикулума. Последние могут быть использованы для типологии этих клеток (см. таблицу и рис. 8).

Анатомическое объяснение обнаруженных в структуре спутников таксономических различий не вызывает больших затруднений: эти клетки лежат между ассимилирующими и проводящими элементами листа и у разных растений в различной степени сочетают в себе признаки автотрофной хлоренхимы и гетеротрофной флоэмы. Клетки с плазмодесменными полями и лейкопластами (рис. 8, *I*) во многом сохраняют сходство с паренхимными клетками флоэмы осевых органов, хотя и отличаются от них по некоторым признакам, в частности по числу и организации плазмодесм. Клетки с протуберанцами оболочки и хлоропластами (рис. 8, *III*) имеют больше общего с клетками хлоренхимы (протуберанцы оболочки иногда формируются и в хлоренхиме — Pate, Gunning, 1969). Клетки без явно выраженных плазмодесменных полей и протуберанцев (рис. 8, *II*) занимают промежуточную позицию. Не случайно их пластиды варьируют в широком диапазоне и могут быть выстроены по степени развития тилакоидной системы в ряд, целиком заполняющий промежуток между типичными лейкопластами и хлоропластами. Изредка встречающиеся в этом клеточном типе одиночные плазмодесмы или протуберанцы свидетельствуют о том, что и по структуре клеточной поверхности он является промежуточным.

Менее определенной представляется функциональная интерпретация полученных данных. Клетки-спутники в мелких жилках всех растений выполняют одну и ту же основную функцию, обеспечивая направленный перенос сахаров из ассимилирующих в проводящие элементы. Таксономические особенности их структуры несомненно предполагают существование таксономических различий по способу секреции сахаров. Естественно думать, что клетки I типа (рис. 8, *I*) поглощают сахара в основном из симпласта, через эндоплазматическую сеть и плазмодесмы; клетки III типа (рис. 8, *III*) — из апопласта, через

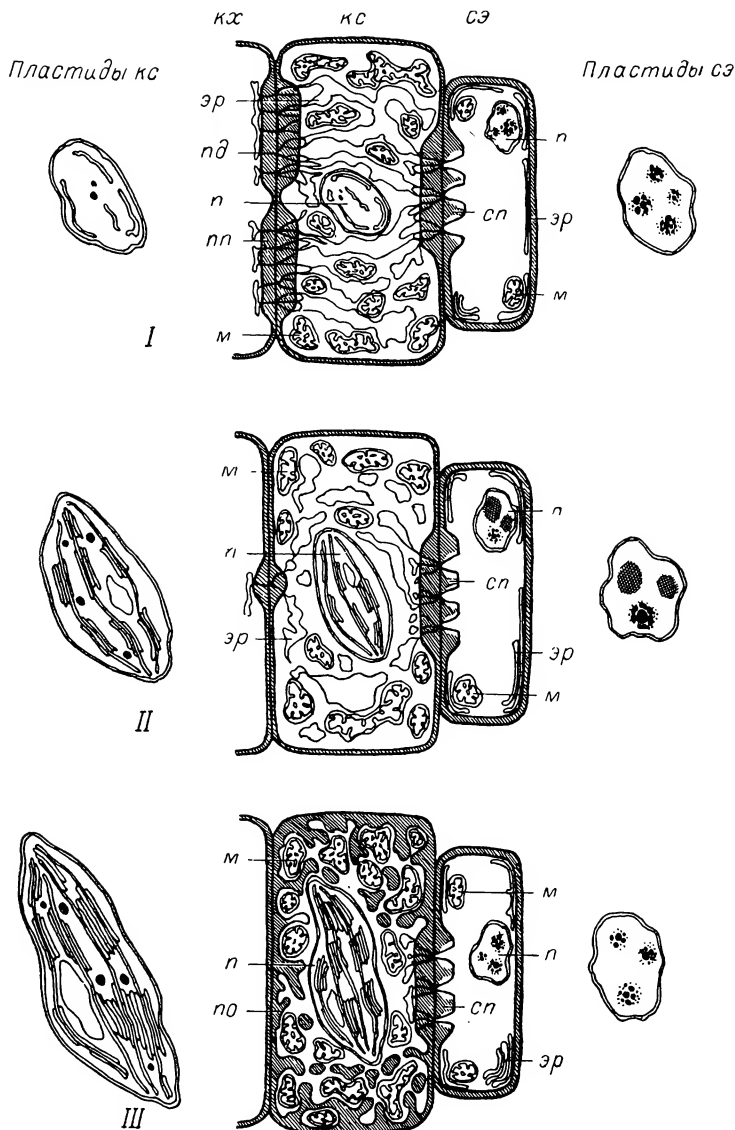


Рис. 8. Типы структуры спутников в мелких жилках листа двудольных:

I тип — спутники имеют плазмодесменные поля на всех стенках оболочки, их пластиды — лейкопласты, эндоплазматический ретикулум расширен в виде сети агранулярных каналов, связанных через плазмодесмы с ретикулумом соседних клеток, митохондриальный ретикулум находится в контакте с эндоплазматическим ретикулумом; *II* тип — спутники имеют плазмодесменные поля, обращенные только к ситовидному элементу, их пластиды — агранальные или примитивные гранальные хлоропласты, эндоплазматический ретикулум развит слабее, чем в спутниках *I* типа, но представлен той же формой и также связан с митохондриальным ретикулумом; *III* тип — спутники имеют плазмодесменные поля на стенке, обращенной к ситовидному элементу, и протуберанцы на остальных стенках оболочки, их пластиды — гранальные хлоропласты, эндоплазматический ретикулум развит слабо и представлен гранулярной и агранулярной формами, митохондриальный ретикулум находится в контакте с протуберанцами (лабиринтом) оболочки. *кх* — клетка хлоренхимы, *м* — митохондрии, *п* — пластиды, *сп* — ситовидные поля. Остальные обозначения, как на рис. 1, 3, 6.

лабиринт оболочки; клетки промежуточного II типа (рис. 8, *II*) используют оба транспортных канала (комбинированный вариант загрузки флоэмы). Очевидно, что различия в механизме секреции относятся только к этапу поглощения сахаров спутниками, выведение их в ситовидные элементы происходит одинаково — через плазмодесмы, т. е. симпластически. Наличие митохондриального ретикулума в клетках всех трех типов свидетельствует о том, что механизм секреции сахаров через них является одинаково энергоемким. На материале животных клеток показано, что митохондриальный ретикулум обычно формируется в контакте с клеточным компартментом, содержащим субстрат

окисления (Бакеева и др., 1977). В растительных клетках основным субстратом окисления являются сахара, поэтому формирование митохондриального ретикулума в сочетании с эндоплазматическим ретикулумом в клетках I типа (рис. 3, *и*) можно рассматривать как косвенное доказательство наличия транспортируемых сахаров внутри эндоплазматической сети. По аналогии с этим мы можем считать, что контакт митохондриального ретикулума с лабиринтом оболочки в клетках III типа (рис. 6, *е*) указывает на то, что в этих клетках компартментом, содержащим сахара, является лабиринт оболочки. Эти представления хорошо согласуются с материалами авторадиографических исследований локализации сахаров в паренхимных клетках мелких жилок (Приступа, 1969; Trip, 1969; Fellows, Geiger, 1974) и рядом других экспериментальных данных (Geiger, 1975; Курсанов, 1976).

Известно, что мембранные насосы, обеспечивающие направленный транспорт ионов или сахаров, располагаются на плазмалемме и их количество на единицу ее поверхности довольно постоянно у клеток разных типов; интенсификация транспортных процессов в секреторных клетках обычно достигается за счет увеличения их поверхности (Pate, Gunning, 1972; Cronshaw, 1981). В свете этих данных секреторная специализация спутников III типа вполне объяснима. Такой тип секреторных клеток широко распространен в разных группах живых организмов, в частности у животных (разница лишь в том, что в клетках растений складки плазматической мембраны обычно фиксированы выростами оболочки). Спутники I типа (с плазмодесменными полями) относятся к типу секреторных клеток, специфичному, по-видимому, только для растений. Локализация мембранных насосов и механизм регуляции транспортных процессов в этих клетках менее понятны, и это связано в первую очередь с недостаточным знанием детальной структуры и функции плазмодесм. Очевидна, но не очень пока ясна функциональная связь между типом организации клеточной поверхности и типом пластид. Таким образом, многие функциональные особенности спутников ситовидных элементов в мелких жилках остаются неясными, и это требует дальнейшей концентрации усилий специалистов разных профилей.

Учитывая специфическое положение и важную роль этих клеток в листе, многие исследователи пытались выделить их как особый клеточный тип и дать ему специальное название, отвечающее функциональному назначению. Наблюдая эти клетки в листе двудольных, A. Fischer (1885) назвал их промежуточными, имея в виду их топографическое положение между ассимилирующими и проводящими клетками. Долгое время забытый, этот термин восстановлен Esau (1969) и Evert (1980) в связи с появлением новых доказательств посредничества этих клеток в процессе загрузки флоэмы ассимилятами. В свете полученных нами данных термин «промежуточные клетки» приобретает дополнительный смысл: клетки оказались промежуточными между хлоренхимой и флоэмой не только по положению, но и по структурным признакам (особенно по структуре пластид). Часть из этих клеток — клетки III типа, формирующие протуберанцы оболочки, — должна быть отнесена к категории transfer cells (в русском переводе — переходные, или передаточные, клетки). Клетки, не имеющие протуберанцев, лишь формально не могут быть определены как передаточные, поскольку данный термин был предложен специально для обозначения клеток с протуберанцами оболочки (Gunning et al., 1968).

Использование нескольких терминов в какой-то степени оправдано таксономическими вариациями структуры этих клеток, но оно не способствует осознанию их как единого типа клеточной специализации. В самом общем смысле эти клетки, вероятно, было бы целесообразно назвать секреторными клетками мелких жилок. Такое определение наиболее точно отражало бы общую сущность выполняемой ими функции у всех сосудистых растений.

Другие паренхимные элементы мелких жилок. Для большинства изученных растений наличие внутри пучка нескольких типов паренхимных клеток означает, что наблюдению подлежат не самые мелкие жилки листа. Однако у некоторых растений и в самых мелких жилках наряду со спутниками ситовидных элементов встречаются паренхимные клетки иного типа (околососудистые клетки, клетки флоэмной паренхимы).

Окологососудистые клетки могут располагаться в средней части пучка между трахеальными и ситовидными элементами в жилках всех трех типов (одна или несколько клеток на поперечном срезе пучка — рис. 1). Обычно это не полностью дифференцированные ксилемные элементы, превращающиеся позднее в трахеиды или волокна (рис. 1, *I*), но некоторые из них могут сохраняться живыми и в зрелом листе. Тогда это сильно вакуолизированные клетки с небольшим объемом цитоплазмы, с низкой концентрацией рибосом и органелл. Они легко отличаются от спутников ситовидных элементов и по структуре, и по расположению в пучке. Если число паренхимных клеток, расположенных между трахеальными и ситовидными элементами, более 3—4 (случай редкий, но иногда встречающийся в жилках II типа), отнесение их к ксилемной или флоэмной паренхиме по структурным признакам может вызывать затруднение из-за наличия клеток с промежуточной структурой. По-видимому, такие клетки совмещают в себе структурные признаки и функциональные особенности обоих типов паренхимы, и поэтому столь детальная типология в этом случае оказывается лишенной смысла.

Настоящая флоэмная паренхима обычно появляется в тех пучках, где объем флоэмной ткани уже достаточно велик. В мелких жилках дифференциация паренхимных элементов флоэмной части пучка на спутники и клетки флоэмной паренхимы выражена редко. Исключение в этом отношении составляют жилки III типа (рис. 1, *III*): в них практически всегда есть обе разновидности паренхимных элементов флоэмы (клетки А и Б типов, по Pate, Gunning, 1969; клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы, по Esau, 1969). В связи с более ранним заложением (на 1—2 деления) клетки флоэмной паренхимы имеют больший возраст, и это проявляется в более низкой концентрации цитоплазматических рибосом и более сильной вакуолизации. Другое характерное отличие: пластиды клеток флоэмной паренхимы, как правило, содержат большее количество крахмала, чем пластиды спутников. Наконец, если клетки флоэмной паренхимы и располагаются рядом с ситовидными элементами, они не связаны с ними плазмодесменными полями. Однако есть и такие признаки, которые сближают их со спутниками и могут затруднять четкое разграничение этих клеточных типов. Например, в клетках флоэмной паренхимы тоже может быть хорошо развит хондриом, иногда в них образуются протуберанцы оболочки (Pate, Gunning, 1969). В этих случаях наиболее надежным признаком для разграничения является концентрация цитоплазматических рибосом: в спутниках она всегда заметно выше (на светооптическом уровне это соответствует большей «плотности» цитоплазмы).

Исследовав структуру мелких жилок у представителей основных порядков двудольных, мы пришли к заключению, что наиболее принципиальные таксономические различия относятся к характеру распределения проводящих и паренхимных элементов внутри пучков (анатомический признак — см. таблицу и рис. 1) и к особенностям структуры паренхимных элементов (цитологические признаки — см. таблицу и рис. 8). Обе группы признаков, как выяснилось, связаны между собой; по их совокупности могут быть выделены три типа мелких жилок:

1. Пучок симметричный. Ситовидные элементы обычно собраны в группу. Спутники окаймляют эту группу полукольцом с абаксиальной стороны, крайние из них — наиболее крупные, с наибольшим числом плазмодесменных полей. Плазмодесменные поля расположены на всех стенках оболочки и обращены к клеткам хлоренхимы, соседним спутникам, ситовидным элементам. Пластиды спутников — лейкопласты; микротел в клетках нет.

2. Пучок чаще асимметричный. Ситовидные элементы и спутники распределены внутри него без определенной закономерности. Ситовидные элементы рассеяны среди спутников, реже собраны в группу. Плазмодесменные поля спутников обращены только к ситовидным элементам, остальная часть оболочки не имеет локальных утолщений. Пластиды спутников — агранальные или очень примитивные гранальные хлоропласты; микротела есть, встречаются в контакте с пластидами.

3. Пучок симметричный. Ситовидные элементы и спутники распределены внутри него двумя группами. Одна группа спутников разделяет трахеальные и ситовидные элементы, другая — ситовидные элементы и клетки хлоренхимы на абаксиальной стороне пучка. Оболочка спутников имеет многочисленные протуберанцы; плазмодесменные поля встречаются только на стенках, общих с ситовидными элементами. Пластиды спутников — гранальные хлоропласты; микротел, контактирующих с пластидами, много.

Хорошая согласованность анатомических и цитологических признаков в принципе позволяет классифицировать мелкие жилки и по одной из групп признаков. Это означает, что, расширяя круг изучаемых растений, часто можно было бы обходиться без электронно-микроскопических наблюдений, пользуясь только данными о распределении клеток внутри пучка, что значительно ускорило бы работу. Однако наш опыт показывает, что ультраструктурные признаки более надежны, поэтому в спорных случаях следует обязательно прибегать к электронной микроскопии.

Исследованиями пока было охвачено сравнительно небольшое число растений. Не исключено, что увеличение круга объектов потребует дополнения или уточнения предлагаемой классификации. Подробные данные о распределении выделенных типов мелких жилок среди изученных двудольных будут представлены во второй части работы.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева И. Н., Вартапетян Б. Б. (1976). Ультраструктура митохондрий изолированных корней тыквы при аноксии и подкормке глюкозой. Тез. докл. X Всес. конф. по электронной микроскопии. Ташкент. — Бакеева Л. Е., Скулачев В. П., Ченцов Ю. С. (1977). Митохондриальный ретикулум: строение и возможные функции внутриклеточных структур нового типа в мышечной ткани. Вестн. МГУ, Биология, 3, 1. — Васильев А. Е. (1978). Исследование ультраструктуры мелких жилок листа и проводящих пучков нектарника цветка *Cucumis sativus* L. В кн.: Биохим. и биофиз. механизмы транспорта веществ у растений. Горький. — Гамалей Ю. В. (1974). Симпластические связи в мелких жилках *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе). Бот. ж., 59, 7. — Гамалей Ю. В. (1976). Применение цитоморфометрии для оценки возрастных изменений клеток. В кн.: Методы подготовки сложных объектов и анализ электронномикроскопических изображений. Петрозаводск, Карелия. — Гамалей Ю. В. (1977). Возрастная кинетика клеточной популяции листа. Бот. ж., 62, 3. — Гамалей Ю. В. (1980). Флоэма. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, Карелия. — Гамалей Ю. В. (1981). Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы. Бот. ж., 66, 9. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. (1978). Опыт объемной реконструкции растительных клеток по серийным срезам. Тез. докл. IV Всес. симпоз. по прим. электр. микроск. в бот. исслед. Рига, Зинатне. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. (1981). Структура клеток-спутников флоэмы листа. Результаты объемной реконструкции клеток по серийным срезам. Цитология, 23, 5. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука. — Приступа Н. А. (1969). Накопление поглощаемых из раствора сахаров в окончаниях проводящего пучка и в клетках мезофилла листа сахарной свеклы. Физиол. раст., 16, 5.— Behnke H.-D. (1972). Sieve-tube plastids in relation to angiosperm systematics. An attempt towards a classification by ultrastructural analysis. Bot. Rev., 38. — Behnke H.-D. (1977). Transmission electron microscopy and systematics of flowering plants. Plant Syst. Evol., Suppl. 1. — Cronshaw J. (1975). P-proteins. In: Phloem transport. N. Y., Plenum Press. — Cronshaw J. (1981). The phloem structure and functions. Ann. Rev. Plant Physiol., 32. — De Morretes B. L. (1962). Terminal phloem in vascular bundles of leaves of *Capsicum annum* and *Phaseolus vulgaris*. Amer. J. Bot., 49, 3. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proc. Amer. Phil. Soc., 111, 4. — Esau K. (1969). The phloem. Encyclopedia of plant anatomy. Berlin, Gebruder Borntraeger. — Esau K. (1972). Cytology of sieve elements in minor veins of sugar beet leaves. New Phytol., 71, 1. — Esau K. (1977). Anatomy of seed plants. N. Y., John Wiley & Sons. — Esau K., Hoefert L. L. (1971). Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf. Protoplasma, 72, 1. — Evert R. F. (1980). Vascular anatomy of angiospermous leaves with special consideration of maize leaf. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 93, 1. — Fellows R. J., Geiger D. R. (1974). Structural and physiological changes in sugar beet leaves during sink to source transition. Plant Physiol., 54, 4. — Fischer A. (1885). Studien über die Siebrohren der Dicotylenblatter. Sachs. Akad. Wiss. Ber., 37. — Geiger D. R. (1975). Phloem loading. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Berlin, Springer. — Gunning B. E. S., Pate J. S. (1974). Transfer cells. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London, McGrow Hill. — Gunning B. E. S., Pate J. S., Briarty L. J. (1968). Specialized «transfer cells» in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. J. Cell Biol., 37, C. — Hoefert L. L. (1980). Ultrastructure of developing sieve elements in *Thlaspi arvense* L. II. Maturation. Amer. J. Bot., 67, 2. — Inamdar I. A., Murthy G. S. R. (1981). Vein-endings in some *Solanaceae*. Proc. Ind. Acad.

Sci., 90, 1. — Leedale G. F. (1970). Observations on the mitochondrial reticulum in living *Euglena gracilis*. Cytobiologie, 1, 1. — Metcalfe C. R., Chalk L. (1979). Anatomy of the dicotyledons. Oxford, Clarendon Press. — Oberhäuser R., Kollmann R. (1977). Cytochemische Charakterisierung des sogenannten «Freien Nucleolus» als Proteinkorper in den Siebelementen von *Passiflora coerulea*. Z. Pflanzenphysiol., 84, 1. — Parthasarathy M. V. (1975). Sieve-element structure. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Berlin, Springer. — Pate J. S., Gunning B. E. S. (1969). Vascular transfer cells in angiosperm leaves — a taxonomic and morphological survey. Protoplasma, 68, 2. — Pate J. S., Gunning B. E. S. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Plant Physiol., 23. — Peterson R. L., Yeung E. C. (1975). Ontogeny of phloem transfer cells in *Hieracium floribundum*. Can. J. Bot., 53, 6. — Sabnis D. D., Hart J. W. (1979). Heterogeneity in phloem protein complement, from different species. Consequence to hypothesis concerned with P-protein function. Planta, 145, 5. — Strain R. W. (1933). A study of vein endings in leaves. Amer. Mid. Natur, 14, 2. — Tripp P. M. (1969). Sugar transport in conducting elements of sugar beet leaves. Plant Physiol., 44, 4. — Tripp P., Colvin I. R. (1970). Sieve elements of minor veins; the leaves of *Beta vulgaris* L. Ann. Bot., 34, 138. — Turgeon R., Webb J. A., Evert R. F. (1975). Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves. Protoplasma, 83, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 X 1981.

SUMMARY

The structure of the endings of leave vascular system (minor veins) in 120 dicotyledonous species of 50 families has been studied. The data on the histological and ultrastructural organization of minor veins are listed. Various structures of minor veins in dicotyledons are described. Their functional peculiarities are discussed.

УДК 582 : 561.46 : 56 (116)

А. И. Киричкова, В. А. Самылина

О НЕКОТОРЫХ СПОРНЫХ ВОПРОСАХ СИСТЕМАТИКИ МЕЗОЗОЙСКИХ ГИНКГОФИТОВ

A. I. KIRITCHKOVA, V. A. SAMYLINA. ON SOME QUESTIONABLE TAXONOMICAL PROBLEMS OF THE MESOZOIC GINKGOPHYTA

Обсуждаются дискуссионные вопросы определения систематического положения мезозойских растений с клиновидными, дихотомически рассеченными листьями. На основе эпидермально-кутикулярного анализа авторы подтверждают мнение T. Harris и J. Miller о том, что можно рассматривать характер преимущественного захоронения подобных листьев (поодиночке или пучком вместе с укороченным побегом) в качестве диагностического признака для разграничения гинкговых и чекановскиевых. Впервые предложен перечень эпидермальных признаков, характерных для родов *Sphenobaiera* (*Ginkgoopsida*) и *Czekanowskia* (*Czekanowskiopsida*). Все без исключения клиновидные, дихотомически рассеченные листья, захоронявшиеся пучком вместе с брахибластом, встреченные на территории СССР (юра Средней Азии и верхи нижнего мела Восточной Сибири), оказались принадлежащими чекановскиевым. Род *Sphenarion* рассматривается как синоним *Czekanowskia*. Описан новый вид *Czekanowskia ninae*.

В последнее десятилетие в мезозойской палеоботанической литературе, отечественной и зарубежной, все большее распространение находит термин «гинкгофиты» (по аналогии с цикадофитами) для обозначения гинкгообразных листьев, систематическое положение которых неясно, что связано в основном с трудностями в разграничении листьев гинкговых и чекановскиевых. В наиболее острой и концентрированной форме эта проблема нашла выражение в разграничении широколопастных листьев *Czekanowskia* (=*Sphenarion*) и узколопастных листьев *Sphenobaiera*. Этому дискуссионному вопросу и посвящена данная статья.

В юрских и нижнемеловых отложениях Евразии обычны довольно крупные клиновидные листья без четко выраженного черешка, пластинка которых дихотомически рассечена на узкие линейные доли. Захоронялись такие листья или поодиночке, или собранными в пучок на укороченном побеге. По сложившейся традиции листья, захоронявшиеся поодиночке, относят к роду *Sphenobaiera* Florin; листья, захоронявшиеся пучком вместе с укороченным побегом, если ширина их долей 1 или менее 1 мм, — к роду *Czekanowskia* Heer, а для листьев с долями более 1 мм шириной родовая принадлежность понимается неоднозначно. Такие листья издавна известны из рэтских отложений Швеции и Гренландии. Сначала они описывались под родовым названием *Baiera* F. Braun: *B. paucipartita* (Nathorst, 1886), *B. amalloidea* и *B. leptophylla* (Harris, 1935), затем были переведены в род *Sphenobaiera*. R. Florin (1936), автор рода *Sphenobaiera*, не придавал значения характеру захоронения листьев. Под названием *S. paucipartita* и *Baiera* aff. *leptophylla* были описаны пучки листьев из юрских отложений Иссык-Кульской котловины (Генкина, 1966). Подобные листья, также собранные в пучки, описаны А. И. Турутановой-Кетовой (1936) из юрских отложений Казахстана как *Czekanowskia latifolia*. Впоследствии этот вид неоднократно определялся из юры Казахстана, Средней Азии и Тувы (Турутанова-Кетова, 1936; Сикстель, 1952, 1953; Гомолицкий, 1963; Генкина, 1966; Орловская, 1968, 1974; Тесленко, 1970, и др.). Ана-

логичные листья в юре, как и в неокоме Сибири, неизвестны, но встречаются в верхах нижнемеловых толщ. Отсюда они были описаны как *Sphenobaiera flabellata* Vassilevsk. (Василевская, Абрамова, 1966) и под этим названием определялись из ряда местонахождений (Самылина, 1967, 1976; Василевская, 1977; Киричкова, Сластенов, 1966). Несколько ранее похожие листья были описаны Н. Д. Василевской (1960) под названием *S. angustiloba* (Heer) Florin из разрезов нижнего мела низовьев р. Лены, в том числе из типового местонахождения данного вида. К этому перечню надо добавить *S. spetsbergensis* (Nath.) Florin (Florin, 1937), *S. parangustiloba* E. Lebed. (Лебедев, 1974) и *S.* ex gr. *czekanowskiana* (Heer) Florin (Самылина, 1976).

Таким образом, в составе рода *Sphenobaiera* оказались листья хотя и сходные морфологически, но различающиеся между собой тем, что одни захоронялись поодиночке, другие — пучком вместе с укороченным побегом. Во втором случае листья внешне практически не отличимы от широколопастных листьев *Czekanowskia*. Вспомним при этом, что роды *Sphenobaiera* и *Czekanowskia* принадлежат разным классам голосемянных растений.

Казалось бы, выход из создавшегося положения предложили Т. М. Harris и J. Miller (Harris et al., 1974), выделив род *Sphenarion* Harris et Miller. В состав рода были включены *Sphenobaiera paucipartita* (Nath.) Lundblad (типовой вид), *S. leptophylla* (Harris) Florin, *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. и вновь описанный *Sphenarion muriae* Harris et Miller, а также предположительно *Sphenobaiera flabellata* Vassilevsk. Harris и Miller вслед за B. Lundblad (1959) рассматривают *S. amalloidea* (Harris) Florin как синоним *S. paucipartita*. Характерными морфологическими признаками, свойственными новому роду *Sphenarion*, авторы считают захоронение листьев пучком вместе с укороченным побегом и дихотомическое рассечение пластинки листа на доли более 1 мм шириной; последний признак должен различать *Sphenarion* и *Czekanowskia*. Предполагается также, что в отличие от *Czekanowskia* в долях листа *Sphenarion* было более одной жилки.

Harris и Miller отнесли *Sphenarion* к чекановскиевым по аналогии с другими родами этой группы, основываясь на факте захоронения листьев пучком вместе с укороченным побегом. Тем самым признак захоронения листьев по отдельности или вместе с укороченным побегом предлагается рассматривать как основной систематический признак ранга класса, позволяющий различать ископаемые листья гинкговых и чекановскиевых. При этом авторы замечают, что твердой уверенности в правомерности использования этого признака у них нет.

Нам представляется, что преобладающий тип захоронения листьев действительно может быть систематическим признаком высокого таксономического ранга, ведь особенности захоронения листьев в идеале должны соответствовать биологическим особенностям растений конкретных групп. Чекановскиевым, очевидно, был свойствен сезонный веткопад (опадали брахибласты вместе с сидящими на них пучками листьев), а гинкговым — опадение листьев по отдельности. Однако практически эти особенности далеко не всегда можно выявить на ископаемом материале. Листья гинкговых и чекановскиевых часто длинные и сильно рассеченные, редко сохраняются целиком; обычно находят неполные листья, по которым трудно судить о характере листопада растений. Известны случаи, когда листья *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* встречались в монодоминантных захоронениях в виде массовых скоплений фитолейм и при этом укороченные побеги не обнаруживались. С другой стороны, нельзя исключать возможность случайных захоронений листьев гинкговых не поодиночке, а на укороченных побегах, например в результате стихийных явлений, а не сезонного листопада.

Число жилок в черешке (1 или 2) — другой возможный отличительный признак листьев сравниваемых групп — на ископаемом материале устанавливается чрезвычайно редко.

Очевидно, для повышения надежности разграничения листьев гинкговых и чекановскиевых надо искать пути расширения числа отличительных признаков. Листья обеих групп растений нередко сохраняются в виде прочных фитолейм, позволяющих — после мацерации — изучить их кутикулу и выяснить

эпидермальное строение. В палеоботанике уже известен случай использования эпидермальных признаков для разграничения морфологически неразличимых листьев растений двух разных классов голосемянных — беннеттитовых и саговниковых. К сожалению, Harris и Miller не сочли возможным использовать эпидермальные признаки в качестве систематических признаков высокого ранга. Нам же эта возможность представляется реальной. Различия между чекановскиевыми и гинкговыми в узком их понимании (*Ginkgo* и примыкающие к нему роды) по признакам эпидермы уже были сведены вместе одним из авторов данной статьи (Самылина, 1970) с учетом литературных данных. Здесь же, как уже отмечалось выше, мы хотим заострить внимание на различиях в эпидермальном строении листьев в основном двух родов — *Sphenobaiera* и *Czekanowskia*. Для чистоты картины, очевидно, следует проанализировать отдельно эпидермальное строение листьев, описанных как *Sphenobaiera*, захоронявшихся поодиночке и вместе с укороченным побегом.

Анализ эпидермального строения листьев основных родов чекановскиевых — *Czekanowskia* (=*Solenites*) и *Phoenicopsis* — показывает, что они очень похожи. Пока единственным известным нам эпидермальным признаком родового ранга, отличающим *Czekanowskia* от *Phoenicopsis*, является наличие на полной развернутой кутикулярной пленке сегмента листа у *Czekanowskia* четырех швов сгибания в соответствии с 4-гранностью сегментов (Киричкова, Самылина, 1979) и двух швов — у *Phoenicopsis*, листья которого были плоскими. Так что, говоря ниже о различиях в строении эпидермы листьев *Sphenobaiera* и *Czekanowskia*, мы фактически будем отмечать различия между *Sphenobaiera*, с одной стороны, и *Czekanovskia* — с другой.

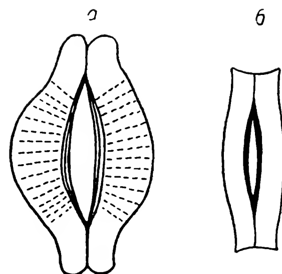
Просмотр опубликованных материалов по роду *Sphenobaiera* приводит к выводу, что этот род фактически является сборным, включает в себя гетерогенные виды и нуждается в пересмотре. Часть видов должна быть исключена из этого рода, прежде всего из-за несоответствия морфологической характеристики листьев диагнозу рода. Это относится, например, к видам *Sphenobaiera aravanica* Sixtel, *S. asiatica* Genk., *S. dzergalanensis* Genk., которые, по-видимому, вообще не имеют отношения к гинкговым.

Виды, морфологическая характеристика которых соответствует диагнозу рода, также неоднородны, о чем свидетельствует отсутствие единообразия в эпидермальном строении листьев. На наш взгляд, разнообразие в строении эпидермы листьев, ныне относимых к роду *Sphenobaiera*, выходит за рамки видовых различий и свидетельствует об их принадлежности или к другим родам гинкговых, или даже к другим группам голосемянных. И это вполне естественно, так как в растительном мире очень широко распространена параллельная эволюция морфологических структур в разных группах растений. На мезозойских растениях это явление можно проиллюстрировать на примере параллельной эволюции листьев беннеттитовых и саговниковых или гинкговых и чекановскиевых. Поскольку диагноз рода *Sphenobaiera* до сих пор характеризовал только морфологию листьев, то по внешнему сходству туда могли попадать растения разных групп. Нам представляется, что ревизия рода *Sphenobaiera* возможна только на основе эпидермально-кутикулярного анализа.

Можно было бы пойти по другому пути: оставить род *Sphenobaiera* в качестве сборного, а из него выделить монолитные роды с четко очерченной эпидермальной характеристикой. Однако этот путь нам кажется менее желательным, так как род имеет хорошо охарактеризованный типовой вид: *S. spectabilis* (Nath.) Florin. Листья, подобные *S. spectabilis*, и по морфологии, и по строению эпидермы широко распространены в юрских и нижнемеловых отложениях Евразии. Очищенный от инородных элементов этот род будет представлять естественную группу растений. Ревизия рода *Sphenobaiera* — трудоемкая работа, требующая ознакомления с обширным материалом, не только литературным, но и коллекционным. Это — предмет специального исследования. В этой статье приводятся только предварительные данные и соображения и намечаются пути возможной ревизии.

К видам, соответствующим типу рода и по морфологии, и по эпидермальной характеристике, мы относим *Sphenobaiera colchica* Delle, *S. czekanowskiana* (Heer) Florin, *S. ikorfatensis* (Sew.) Florin, *S. ikorfatensis* f. *papillata* Samyl.,

Рис. 1. Схема устьиц, характерных для листьев родов *Sphenobaiera* (*а*) и *Czekanowskia* (*б*).



S. ophioglossum Harris et Miller, *S. paucinervis* Florin, *S. pecten* Harris, *S. pseudolongifolia* Abram., *S. umaltensis* Krassil., *S. uninervis* Samyl.

К этой же группе видов относятся формы, неправомерно, как сейчас оказалось, описанные под следующими видовыми названиями: *S. angustiloba* (Самылина, 1956, 1963), *S. longifolia* (Самылина, 1956, 1963, 1967; Киричкова, 1969), *S. flabellata* (Самылина, 1967), *S. huangsii* (Красилов, 1972), *S. pulchella* (Василевская, 1966; Свешникова, Буданцев, 1969), *S.* aff. *pulchella* (Вахрамеев, Долуденко, 1961), а также *Baiera* cf. *longifolia* (Johansson, 1922). Типовой материал этих видов не имеет эпидермальной характеристики, и отождествлять с ним гораздо более полно охарактеризованные растительные остатки из других районов и из отложений другого возраста нет оснований. Перечисленные растения со временем должны быть либо выделены в новые виды, либо отнесены к какому-нибудь из уже описанных видов, имеющих эпидермальную характеристику.

Намеченной нами группе видов *Sphenobaiera* свойственно захоронение листьев поодиночке. Эпидермальное строение их листьев однотипно и может быть охарактеризовано следующим образом. Листья амфистоматные, реже — гипостоматные. Устьица на нижней эпидерме собраны в полосы. На верхней эпидерме у амфистоматных листьев устьица или собраны в полосы, или беспорядочно и спорадически рассеяны группами и поодиночке. Устьица гаплохейльные, в полосах располагаются рассеянно, не образуя сколько-нибудь четких рядов, ориентированы по длине сегмента листа, отдельные устьица — чуть косо. Замыкающие клетки устьиц с кутикулярным утолщением в средней части резко суживаются к полюсам; полюса закругленные, так что полярные концы устьиц обычно имеют небольшую выемку (рис. 1, *а*). Побочные клетки устьиц по форме, размерам и степени кутинизации не отличаются от основных клеток эпидермы. Основные клетки верхней эпидермы и устьичных полос нижней эпидермы короткие, часто многоугольные и более или менее изодиаметрические, реже — удлиненные, но тогда представлены широкими их разновидностями. Безустьичные зоны сложены преимущественно удлиненными клетками, как широкими, так и узкими их разновидностями. Стенки основных клеток эпидермы ровные. На основных клетках эпидермы часто встречаются трихомные образования в виде папилл и бородавочек, волоски редки.

Видовыми эпидермальными признаками листьев *Sphenobaiera* являются топография устьиц, ширина устьичных полос нижней эпидермы, характер расположения устьиц на верхней эпидерме у амфистоматных листьев, частота устьиц на верхней и нижней эпидерме, преобладающая форма основных клеток верхней и нижней эпидермы, характер трихомных образований на побочных клетках устьиц и основных клетках эпидермы.

Среди листовых остатков, описанных как *Sphenobaiera* и охарактеризованных эпидермально, есть не укладывающиеся в предложенный выше перечень эпидермальных признаков для этого рода. К ним мы относим, в частности, *S. gyron* Harris, *S. petchorica* Chramova, *S. samylinae* Dolud. et Svanidze, *S. urgalica* Krassil. Надо сказать, что и морфология листьев этих растений не вполне соответствует характеристике рода *Sphenobaiera*. Нам представляется, что перечисленные виды принадлежат гинкговым, но другим родам этой группы.

Следует настороженно относиться к определениям *Sphenobaiera* из пермских и нижнетриасовых отложений. Последние исследования показывают, что древнейшие листья, морфологически сходные со *Sphenobaiera*, генетически неоднородны и по крайней мере часть из них может оказаться не принадлежащими гинкговым (Добрускина, 1980).

Из видов, описанных как *Sphenobaiera*, но, на наш взгляд, не относящихся к гинкговым, упомянем *S. furcata* (Heer) Florin. По эпидермальному строению

листья этого вида близки птеридоспермам. Изолированность *S. furcata* от остальных гинкговых отмечали также Harris и Millington (Harris et al., 1974).

На основании анализа большого коллекционного материала, имеющегося у нас, и с учетом литературных данных мы даем следующую эпидермальную характеристику рода *Czekanowskia*.

Листья как амфи-, так и гипостоматные. У амфистоматных листьев устьица преимущественно собраны в ряды, реже — на нижней эпидерме — в полосы, а на верхней эпидерме устьица или рассеянные, или собраны в прерывистые ряды или в нечеткие полосы. У гипостоматных листьев устьица преимущественно собраны в полосы, реже — в ряды. Даже будучи собранными в полосы устьица всегда имеют тенденцию располагаться рядами. Устьица гаплохейльные, ориентированы по длине сегмента листа. Замыкающие клетки устьиц с усеченными полярными концами, в очертании угловатые, с почти параллельными или слабовыпуклыми эпидермальными стенками (т. е. стенками, обращенными к основным клеткам эпидермы — термин C. Stace, 1965), равномерно кутинизированные (рис. 1, *б*). Побочные клетки устьиц (все или только боковые) по форме и степени кутинизации обычно отличаются от основных клеток эпидермы. Преобладающей формой основных клеток эпидермы в межустьичных зонах являются узкие удлиненные клетки. В устьичных рядах или полосах основные клетки как короткие, так и удлиненные. Стенки основных клеток эпидермы ровные или извилистые. Трихомные образования присутствуют в виде бородавочек, кутикулярных валиков или папилл.

Видовыми эпидермальными признаками для *Czekanowskia* являются топография устьиц, число устьичных рядов или полос на нижней и верхней эпидермах, частота устьиц на единице площади, форма побочных клеток устьиц, преобладающая форма основных клеток эпидермы в рядах (полосах) и межустьичных зонах, характер клеточных стенок, характер трихомных образований на побочных клетках устьиц и основных клетках эпидермы.

Как видно из сравнения приведенных выше характеристик эпидермы листьев *Sphenobaiera* и *Czekanowskia*, наиболее четко различия между ними проявляются в строении устьичных комплексов: особенностях кутинизации и форме побочных клеток и замыкающих клеток устьиц. Кроме того, отличительными родовыми признаками являются также характер расположения устьиц и преобладание той или иной формы основных клеток эпидермы.

Форма замыкающих клеток устьиц лучше всего видна при изучении кутикулы изнутри при помощи сканирующего электронного микроскопа. Для чекановскиевых (более 20 видов *Czekanowskia* и ряд видов *Phoenicopsis*) такая работа была сделана В. А. Самылиной на микроскопе CWIKSKAN-100 в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Оказалось, что все без исключения листья чекановскиевых обладают однотипной формой замыкающих клеток устьиц, что лишний раз свидетельствует о генетической однородности этой группы растений. Аналогичные исследования кутикулы листьев *Sphenobaiera* были проведены пока только для двух видов, но сведения о строении устьиц их листьев, полученные с помощью светового микроскопа, говорят о единообразии формы их замыкающих клеток.

Обратимся к клиновидным дихотомически рассеченным листьям, имеющим лопасти более 1 мм шириной и регулярно сохраняющимся в пучке вместе с укороченным побегом. В нашем распоряжении имеется большой материал (отпечатки листьев, покрытых фитолеймой) из ряда юрских местонахождений Средней Азии и Казахстана, традиционно определявшийся как *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. Изучение эпидермального строения таких листьев показывает, во-первых, что по совокупности родовых признаков оно соответствует роду *Czekanowskia*, во-вторых, что листья такого типа принадлежат не к одному, а к нескольким видам, хотя морфологически они практически неотличимы. К сожалению, типовой материал *C. latifolia*, происходящий из нижнемезозойских отложений оз. Иссык-Куль (Турутанова-Кетова, 1931), представлен только отпечатками пучков листьев, без фитолейм, т. е. лишен эпидермальной характеристики. Листья такого типа, для которых изучено эпидермальное строение, очевидно, следует относить к новым видам. И лишь листовые остатки, захо-

ронившиеся пучком вместе с укороченным побегом, по-видимому, стоит определять как *C.* ex gr. *latifolia* для обозначения морфологического типа листьев.

Как уже отмечалось выше, аналогичные листья, собранные в пучок на укороченном побеге, встречаются в ряде местонахождений севера Сибири в верхней части нижнемеловых толщ и по сложившейся традиции чаще всего определяются как *Sphenobaiera flabellata* Vassilevsk. Типовой материал этого вида, происходящий из альбских отложений (укинская свита) Оленекского р-на (Василевская, Абрамова, 1966), также не может иметь эпидермальной характеристики. В нашем распоряжении есть растительные остатки с фитолеймами, морфологически близкие к *S. flabellata.* Они происходят примерно из того же стратиграфического уровня центральной части Приверхоянья, в частности из эксеняхской свиты р. Леписке (Киричкова, Сластенов, 1966). Изучение кутикулы показало, что это листья чекановскиевых. Описания этих растений приводятся ниже.

Самылина (1967) под названием *S. flabellata* из альбских отложений р. Зырянки (бассейн р. Колымы) описала части крупных раскидистых листьев, лишенных основания, так что характер их прикрепления остался неизвестным. Эпидермальное строение этих листьев оказалось типичным для рода *Sphenobaiera.*

Таким образом, все без исключения листья, морфологически сходные со *Sphenobaiera* и захороненные вместе с укороченным побегом в отложениях разного возраста и из разных районов огромной территории нашей страны, оказались принадлежащими к чекановскиевым. Этот факт является серьезным свидетельством в пользу правильности предложения Harris и Miller рассматривать захоронение листьев гинкгофитов поодиночке или вместе с брахибластом как признак высокого таксономического ранга, пригодный для разграничения гинкговых и чекановскиевых. Упоминавшийся выше вид *S. flabellata* Vassilevsk. (Василевская, Абрамова, 1966 : 85) переводится нами в род *Czekanowskia*: *C. flabellata* (Vassilevsk.) Kiritchk. et Samyl. comb. nov. Не учтенная Harris и Miller *Sphenobaiera spetzbergensis* (Nath.) Florin (1937 : 39), листья которой тоже захоронялись вместе с брахибластом, на наш взгляд, также является представителем чекановскиевых, а не *Sphenobaiera*: устьичные комплексы листьев этого вида имеют сильно кутинизированные побочные клетки и располагаются рядами. Этот вид тоже переводится нами в род *Czekanowskia*: *C. spetzbergensis* (Nath.) Kiritchk. et Samyl. comb. nov.

Было бы интересно с предложенных выше позиций пересмотреть материал по другим видам рода *Sphenobaiera*, переведенным Harris и Miller в род *Sphenarion* — *Sphenobaiera paucipartita* и *S. leptophylla.* Анализ опубликованных данных склоняет нас к тому, что они принадлежат скорее к чекановскиевым, чем к гинкговым, но для полной уверенности необходимо более детальное изучение устьичных комплексов.

По-видимому, диагноз рода *Sphenobaiera* должен быть дополнен признаком: «листья опадали поодиночке».

Обработка обширной коллекции листьев рода *Czekanowskia*, в том числе типа *C. latifolia*, заставила нас критически подойти к роду *Sphenarion.* По морфологии листьев *Czekanowskia* отличается от *Sphenarion* только шириной сегментов: до 1 мм — *Czekanowskia*, более 1 мм — *Sphenarion.* Для чекановскиевых, как впрочем и для других групп голосемянных, количественные признаки, особенно размеры листа, — ненадежный родовой признак. Ширина сегментов листьев чекановский может значительно варьировать в пределах вида. При ревизии чекановскиевых из Иркутского угольного бассейна, откуда и происходит типовой материал рода *Czekanowskia*, М. П. Долуденко и Е. С. Рассказова (1972) пришли к выводу о том, что можно объединить *C. rigida* Heer и *C. setacea* Heer, так как между крайними формами этих видов есть постепенные переходы, а их эпидермальное строение идентично. Виды были объединены под названием *C. rigida.* Ширина сегментов *C. rigida* варьирует от 0.5 до 1.5 мм. Мы могли бы привести ряд аналогичных примеров из нашего материала. Ширина сегментов листьев чекановский колеблется от 0.5 до нескольких миллиметров. Каждому виду свойствен свой размах колебаний (0.5—1.0, 0.5—1.5, 1.0—2.0, 1.2—3, 1.5—2.5, 2.0—3.5 и т. д.). Мы пытались выявить корреляцию между шириной

сегментов и какими-либо особенностями эпидермального строения, например топографией устьиц. Можно сказать, что у широколопастных чекановский (т. е. при ширине сегментов 2 мм и более) чаще, чем у узколопастных (сегменты 0.5—2 мм шириной), встречаются гипостоматные листья, у которых на нижней эпидерме устьица собраны в полосы, а не в ряды. Но строгой корреляции между этими признаками нет. Исходя из изложенного выше, выделение рода *Sphenarion* нам представляется излишним. Род следует рассматривать как младший синоним *Czekanowskia*.

Ниже приводится описание нового вида рода *Czekanowskia* с широколопастными листьями из нижнего мела бассейна р. Лены, ранее определявшегося как *Sphenobaiera flabellata* (Киричкова, Сластенов, 1966). При описании эпидермы мы использовали термины, выработанные для характеристики эпидермальных структур листьев гинкговых и чекановскиевых (Самылина, 1969; Самылина, Киричкова, 1973).

Фотографии отпечатков листьев выполнены Г. И. Петровой (БИН) и Т. Г. Петровой (ВНИГРИ), микрофотографии — в ЛАФОКИ Б. Т. Шапковым.

Класс *Czekanowskiopsida*

Род *Czekanowskia* Heer, 1876

Czekanowskia ninae Kiritchk. et Samyl. sp. nov.[1]

(рис. 2—5 — см. вклейки)

Sphenobaiera flabellata, Киричкова, Сластенов, 1966, табл. III, фиг. 1.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 744, обр. 30, Западная Якутия, р. Леписке, верхи эксеняхской свиты, нижний мел (апт).

Диагноз вида. Листья крупные, более 10 см дл., неоднократно дихотомически рассеченные на узкие линейные сегменты 1—2.5 мм шир. Листья амфистоматные. Топография устьиц на всех поверхностях листа одинакова: устьица расположены довольно четко выраженными рядами на более или менее равном расстоянии друг от друга. Число рядов устьиц варьирует в зависимости от ширины сегмента листа: на верхней эпидерме — от 4 (редко 3) до 6, на нижней — от 5 до 8, на боковых эпидермах — 2—4 ряда устьиц. В ряду устьица расположены неравномерно, местами довольно часто. На отдельных участках встречаются и смежные устьица. Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками, отличающимися от основных клеток несколько более сильной кутинизацией; две из них — полярные. Полярные побочные клетки обычно короткие, иногда более или менее изодиаметрические или даже сплюснутые. Наружные стенки побочных клеток слабовыпуклые или почти прямые, а внешний контур устьичного комплекса по большей части правильный, овальный до широкоовального. Устьичная ямка оконтурена кутикулярным валиком. Обычно валик развит равномерно, но на некоторых листьях он тоньше со стороны полярных клеток. Примерные размеры устьичных комплексов: 30—50×50—75 мкм.

Основные клетки эпидермы в устьичных рядах короткие, нередко более или менее изодиаметрические; встречаются и сплюснутые клетки. На участках с разреженными устьицами преобладают продолговатые разновидности коротких клеток. Безустьичные зоны сложены удлиненными узкими и широкими клетками. Ширина безустьичных зон сильно варьирует, обычно на нее приходится 4—8 рядов клеток. Боковые эпидермы широкие, на их ширину приходится 16—26 рядов клеток. Стенки основных клеток эпидермы чаще слабовыпуклые (вогнутые), реже — прямые, а углы между стенками — закругленные.

Основные клетки эпидермы в устьичных рядах нередко имеют бородавочки, а удлиненные клетки безустьичных зон — продольные кутикулярные валики.

---

[1] Вид назван в честь палеоботаника Нины Дмитриевны Василевской.

Замечания. Листья, объединяемые здесь под названием *C. ninae*, характеризуются заметной изменчивостью в частоте дихотомии и в ширине сегментов. Эпидермальное строение их идентично. Листья с наиболее широкими сегментами похожи на таковые у *C. flabellata* (Vassilevsk.) Kiritch. et Samyl. Но у этого растения пучки листьев более раскидистые, а ширина сегментов меняется в пределах одного листа в большей степени в зависимости от удаленности от места дихотомии. Верхушки сегментов у *C. flabellata* несут мелкие зубчики. Судя по некоторым сохранившимся верхушкам сегментов у листьев *C. ninae* с р. Берис (обр. 815/87), они были приостренными. Поскольку эпидермальное строение листьев *C. flabellata* осталось неизвестным, трудно судить о степени родства между этими растениями.

Местонахождения. Бассейн р. Лены: р. Леписке, эксеняхская свита, апт, колл. ВНИГРИ, № 744, обр. 30, 30а, 31, сборы А. И. Киричковой; р. Берис, верхняя часть берисской свиты, низы альба, кол. ВНИГРИ, № 815, обр. 84, 85, 87; устье р. Берис, огонерюряхская свита, низы альба, колл. ВНИГРИ, № 815, обр 83, 86, сборы В. Н. Зинченко.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская Н. Д. (1960). Гинкговые из нижнемеловых отложений низовьев реки Лены. Тр. Науч.-иссл. инст. геологии Арктики, 111. — Василевская Н. Д. (1966). Некоторые раннемеловые растения Жиганского района (Ленский угленосный бассейн). Уч. зап. Науч.-иссл. инст. геологии Арктики, Палеонтол. и биостратигр., 15. — Василевская Н. Д. (1977). Раннемеловая флора острова Котельного. В кн.: Мезозойские отложения Северо-Востока СССР. Изд. Науч.-иссл. инст. геологии Арктики. — Василевская Н. Д., Абрамова Л. Н. (1966). Материалы к познанию раннемеловой флоры Ленского бассейна. Учен. зап. НИИГА, Палеонтол. и биостратигр., 16. — Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. (1961). Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. ГИН, 54. — Генкина Р. З. (1966). Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины (Северная Киргизия). М., Наука. — Гомолицкий Н. П. (1963). О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. Бот. ж., 48, 12. — Добрускина И. А. (1980). Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М., Наука. — Долуденко М. П., Рассказова Е. С. (1972). Гинкговые и чекановскиевые Иркутского бассейна. Тр. ГИН, 230.— Киричкова А. И. (1969). Материалы к изучению нижнемезозойской флоры Восточного Урала. Тр. ВНИГРИ, 268. — Киричкова А. И., Самылина В. А. (1979). Об особенностях некоторых мезозойских гинкговых и чекановскиевых. Бот. ж., 64, 11. — Киричкова А. И., Сластенов Ю. Л. (1966). Стратиграфия и флора нижнемеловых отложений р. Леписке (Западное Приверхоянье). Тр. ВНИГРИ, 249. — Красилов В. А. (1972). Мезозойская флора реки Буреи (*Ginkgoales* и *Czekanowskiales*). М., Наука. — Лебедев Е. Л. (1974). Альбская флора и стратиграфия нижнего мела Западного Приохотья. Тр. ГИН, 254. — Орловская Э. Р. (1968). Нижнемезозойская флора Восточного Казахстана. Тр. Инст. геол. наук АН КазССР, 23. — Орловская Э. Р. (1974). Юрская флора из Илийского угленосного бассейна. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, 6. Алма-Ата, Наука. — Самылина В. А. (1956). Эпидермальное строение листьев рода *Sphenobaiera*. ДАН СССР, 106, 3. — Самылина В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. Тр. БИН, сер. 8, Палеоботаника, 4. — Самылина В. А. (1967). Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). II. Гинкговые, хвойные. Общие главы. Тр. БИН, сер. 8, Палеоботаника, 6. — Самылина В. А. (1969). К терминологии трихомных образований. Палеонтол. ж., 3. — Самылина В. А. (1970). Гинкговые и чекановскиевые (некоторые вопросы и задачи исследований). Палеонтол. ж., 3. — Самылина В. А. (1976). Меловая флора Омсукчана (Магаданская область). Л., Наука. — Самылина В. А., Киричкова А. И. (1973). Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии. Палеонтол. ж., 4. — Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. (1969). Ископаемые флоры Арктики. I. Палеозойские и мезозойские флоры Западного Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л., Наука. — Сикстель Т. А. (1952). Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб. Тр. Инст. геол. АН ТаджССР, 11. — Сикстель Т. А. (1953). Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрен. Тр. Инст. геол. АН УзбССР, 7, 2. — Тесленко Ю. В. (1970). Стратиграфия и флора юрских отложений Западной и Южной Сибири и Тувы. Тр. СНИИГГИМС, Палеонтол. и стратигр., 42. — Турутанова-Кетова А. И. (1931). Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргизской АССР. Тр. Геол. музея АН СССР, 8. — Турутанова-Кетова А. И. (1936). Материалы к стратиграфии Чак-Пакского каменноугольного района в южном Казахстане. Тр. Геол. инст. АН СССР, 5. — Florin R. (1936). Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land. I. Spezieller Teil. Palaeontographica, 81B, 3—6. — Florin R. (1937). Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land. II. Allgemeiner Teil. Palaeontographica, 82B, 1—4. — Harris T. M. (1935). The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, 4. Medd. Grönland, 112, 1. — Harris T. M., Milling-

t o n W., M i l l e r J. (1974). The Yorkshire jurassic flora. IV. *Ginkgoales* and *Czekanowskiales*. London. — J o h a n s s o n N. (1922). Die rätische Flora der Kohlengruben bei Stabbarp und Skromberga in Schonen. Kgl. Svenska Vetenskapakad. Handl., 63, 5. — L u n d b l a d B. (1959). Studies in the rhaeto-liassic floras of Sweden, II: 1. Ginkgophyta from the mining district of NW Scannia. Kgl. Svenska Vetenskapakad. Handl., Fjärde ser., 6, 2. — N a t h o r s t A. G. (1886). Om floran i Skanes kolförande bildningar. I. Floran vid Bjuf. H. 3. Sveriges Geol. Undersökn., Ser. C, 85. — S t a c e C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bul. British Museum (Nat. History), 4, 1.

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт, Ленинград,
Ботанический институт им. В. М. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 18 VIII 1981.

SUMMARY

Some questionable problems in determining the systematic position of Mesozoic plants with cuneate, dichotomously divided leaves are discussed. Epidermis-cuticle studies of such leaves from the USSR territory (Jurassic of the Middle Asia and uppermost Lower Cretaceous from the Eastern Siberia) substantiate the view of T. M. Harris and J. Miller, that the character of the predominant fossilization of leaves — single, or in a bundle with the dwarf shoot, may serve as a morphological indication for the delimitation of the *Ginkgoales* and *Czekanowskiales*. The latter indication is characteristic of the *Czekanowskiales*. The list of epidermal characters peculiar to the genera *Sphenobaiera* (*Ginkgoopsida*) and *Czekanowskia* (*Czekanowskiopsida*) is proposed for the first time. The genus *Sphenarion* is considered as a synonym of *Czekanowskia* Heer. A new species *Czekanowskia ninae* is described.

УДК 581.3 : 582.671.12

Т. Б. Батыгина, Г. Е. Колесова, В. Е. Васильева

ЭМБРИОЛОГИЯ НИМФЕЙНЫХ И ЛОТОСОВЫХ. III. ЭМБРИОГЕНЕЗ *NELUMBO NUCIFERA*

T. B. BATYGINA, G. E. KOLESOVA, V. E. VASILJEVA.
EMBRYOLOGY OF *NYMPHAEALES* AND *NELUMBONALES*. III. EMBRYOGENESIS OF *NELUMBO NUCIFERA*

В результате детального изучения эмбриогенеза *Nelumbo nucifera* выявлены некоторые корреляции в развитии зародыша и окружающих его структур семяпочки и на их основе выделены определенные «критические» этапы эмбриогенеза. Внесены коррективы в характеристику отдельных эмбриологических признаков, присущих лотосу, и выявлены новые: наличие суспензора, гипостазы, обтуратора, нуцеллярного колпачка с утолщенными оболочками; своеобразное развитие эндосперма клеточного типа; многоядерность клеток базальной части зародыша, антипод, эндосперма; накопление крахмала в клетках зародыша на поздних стадиях развития. Эти признаки в совокупности с другими могут быть использованы для решения вопросов таксономии и систематики нимфейных.

Лотос — тропическое водное растение, которое издавна используется во многих странах как декоративное, лекарственное и пищевое (Палибин, 1904; Снигиревская, 1964; Тахтаджян, 1981, и др.). Изучение рода *Nelumbo* имеет и большое теоретическое значение в связи с его положением в системе покрытосемянных растений. Таксономическая принадлежность *Nelumbo* до сих пор остается дискуссионной. На основе данных морфологии вегетативных и репродуктивных структур T. Nakai (1952), H. Li (1955) и А. Л. Тахтаджян (1966, Takhtajan, 1980) в своих системах классификации выделили единственный род *Nelumbo* [1] из пор. *Nymphaeales* в качестве монотипного пор. *Nelumbonales*. В противоположность указанным авторам J. Hutchinson (1959) рассматривал род *Nelumbo* в сем. *Nymphaeaceae*.

Для разработки таксономии и филогении лотоса и нимфейных все больше привлекаются данные эмбриологии и палинологии (Снигиревская, 1955, 1964; Van Leewoen, 1963; Gupta, Ahuja, 1967; Gupta, Ahluwalia, 1979; Куприянова, Алешина, 1978; Батыгина и др., 1980; Батыгина, 1981, и др.), а также закономерности развития проростка (Турдиев, 1960; Wheeler, Lye, 1975). Большинство авторов в начале XX в. относили лотос и нимфейные к однодольным — к *Helobiae* (Lyon, 1901a, b; Cook, 1902, 1906, 1909; York, 1904; Schaffner, 1904; Seaton, 1908). Две «семядоли» рассматривались ими как лопасти одного семядольного выроста. В то же время H. Conard (1902, 1905) и некоторые другие авторы считали, что зародыши нимфейных двусемядольные и, следовательно, нимфейные должны быть помещены в класс двудольных. В 40-х годах строение зародыша нимфейных вновь привлекло внимание исследователей в связи с проблемой происхождения однодольности (Guttenberg, Müller-Schröder, 1958; Мейер, 1960; Кудряшов, 1964; Gupta, Ahuja, 1967, и др.).

Имеются разноречивые мнения о типе строения эндосперма у лотоса: клеточный (York, 1904; Cook, 1906, 1909; Davis, 1966) или ядерный (Khanna, 1965), о наличии суспензора (York, 1904; Johansen, 1950; Khanna, 1965; Davis, 1966).

[1] Род *Nelumbo* представлен двумя видами: *N. nucifera* Gaertn. и *N. lutea* Willd. (согласно Тахтаджяну, 1966).

Таким образом, несмотря на большое число работ, посвященных эмбриогенезу лотоса и нимфейных, некоторые аспекты развития репродуктивной сферы у этих растений остаются дискуссионными.

В последнее время многие исследователи подчеркивают, что для понимания строения и функции эмбриональных структур необходимо изучение морфогенетических и морфофизиологических корреляций между ними (Яковлев, 1950; Цингер, 1958; Синнот, 1943; Шмальгаузен, 1969; Батыгина, 1974; Терехин и др., 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Никитичева, 1979, и др.).

Настоящая работа по лотосу является одной из серии, посвященной изучению эмбриогенеза и выявлению морфогенетических корреляций между эмбриональными структурами, обусловливающих специфический характер процессов оплодотворения и эмбриогенеза у лотосовых и нимфейных.

Материал и методика

Материал по *Nelumbo nucifera* был собран в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), а также в Астраханском государственном заповеднике. Искусственное опыление проводили в утренние часы второго дня цветения. В работе применялся метод темпоральных фиксаций: в течение первых суток — через каждые 2 ч, вторых и третьих — через 4 и далее через сутки, на стадиях 3—12, 15 и 30 дней после опыления. В качестве фиксирующей жидкости использовали модификацию фиксатора Карнуа (3 : 1). Постоянные препараты приготавливали по общепринятой методике. Толщина срезов составляла 12—25 мкм в зависимости от стадии развития. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем G и сафранином по Картису с подкраской алциановым синим и лихтгрюном. Для выявления крахмала использовали раствор I_2 в KI, жиров — раствор судана III (Дженсен, 1965).

Результаты исследования

Опыление, оплодотворение. Продолжительность цветения цветка лотоса составляет 3—4 дня. Опыление происходит на второй день цветения. Завязь лотоса имеет канал для проведения пыльцевой трубки, выстланный сосочкообразными клетками (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку). Канал открывается в районе фуникулуса, который окружен клетками обтуратора в виде кольца. Клетки канала и обтуратора интенсивно окрашиваются, содержат специфический секрет и служат для проведения пыльцевой трубки к микропиле.

В завязи формируется единственная анатропная крассинуцеллятная семяпочка с двумя интегументами (рис. 2, *1*, *2*). Наружный интегумент состоит из 20—25, внутренний — из 7—10 слоев клеток. Длинное микропиле образовано только внутренним интегументом. В семяпочке дифференцируется нуцеллярный колпачок, состоящий из 4—5 слоев клеток с утолщенными оболочками (рис. 2, *5*). Зрелый зародышевый мешок имеет удлиненную, расширенную в микропилярной части форму. Яйцевой аппарат представлен яйцеклеткой округлой формы с широким основанием и крупным ядром, а также двумя синергидами вытянутой формы без нитчатого аппарата. Два больших полярных ядра сближены, но не слиты. В яйцеклетке и центральной клетке зародышевого мешка вокруг ядер сосредоточено значительное количество крахмальных зерен (рис. 3, *А*). Антиподы двуядерные, сильно вакуолизированы, число их может достигать 10 (рис. 3, *Б*).

Проникновение пыльцевой трубки (как правило, одной) в микропиле происходит через 2 ч после нанесения пыльцы на рыльце (рис. 1, *4*). Раздвигая клетки нуцеллярного колпачка, пыльцевая трубка попадает в зародышевый мешок и изливает свое содержимое в одну из синергид. Вторая синергида сохраняется до стадии 4—6-клеточного зародыша.

Процесс оплодотворения начинается через 6—7 ч после опыления. Двойное оплодотворение происходит несинхронно: ядра спермиев с полярными ядрами сливаются раньше, чем с яйцеклеткой. Образовавшаяся зигота (рис. 4) вступает в период покоя, который длится 5—6 ч. В процессе оплодотворения происходит увеличение размеров зародышевого мешка и его элементов. Например, длина

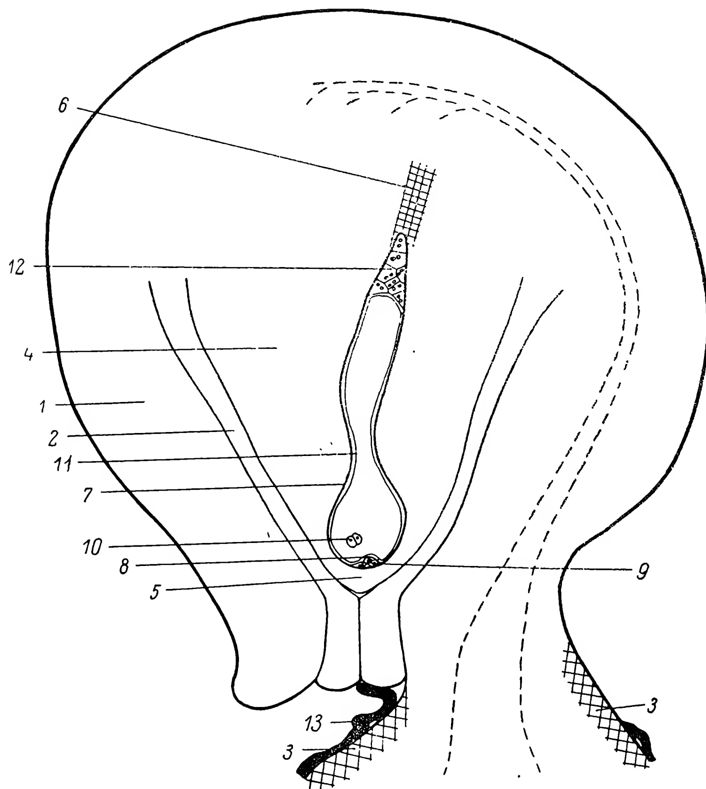


Рис. 2. Схема строения семяпочки *Nelumbo nucifera* (продольный срез) на стадии зрелого зародышевого мешка в момент опыления.

1 — наружный интегумент, *2* — внутренний интегумент, *3* — обтуратор, *4* — нуцеллус, *5* — нуцеллярный колпачок, *6* — гипостаза, *7* — зародышевый мешок, *8* — яйцеклетка, *9* — синергиды, *10* — полярные ядра, *11* — центральная клетка зародышевого мешка, *12* — антиподы, *13* — пыльцевая трубка.

яйцеклетки в бутоне (накануне раскрытия цветка) составляла 0.009 мм, к моменту опыления — 0.018, длина зиготы — 0.28 мм. В ходе оплодотворения двуядерные антиподы становятся многоядерными (2—5 ядер) и число их увеличивается. В семяпочке дифференцируется гипостаза. Она образована удлиненными густоцитоплазменными клетками, которые в ходе оплодотворения увеличиваются в размерах.

Проводящая система семяпочки представлена тремя пучками, идущими из фуникулуса в халазальную часть: двумя синтетическими и одним простым, лежащим между ними. Каждый из пучков в халазальной части семяпочки разветвляется. В ходе оплодотворения увеличиваются диаметр прокамбиальных тяжей, длина и число элементов спиральных сосудов.

Процесс оплодотворения совпадает с началом отложения крахмала в отдельных клетках наружного интегумента (по 1—3 крахмальных зерна на клетку). Накопление крахмала при этом распространяется от халазальной части семяпочки к микропилярной. В стенке завязи (в области плаценты) крахмалообразование начинается еще до оплодотворения. Количество крахмальных зерен на клетку варьирует от 3 до 15, встречаются как простые, так и сложные крахмальные зерна.

Таким образом, процесс оплодотворения у лотоса является определенной «критической» фазой в развитии женской сферы, проявляющейся в увеличении числа ядер и клеток антипод, развитии гипостазы, появлении крахмала в наружном интегументе, а также в усиленном развитии проводящей системы семяпочки. Такой резкий сдвиг во взаимосвязанном развитии элементов семяпочки и завязи свидетельствует об активизации всех процессов, направленных на обеспечение оплодотворения и дальнейшей дифференциации зародыша.

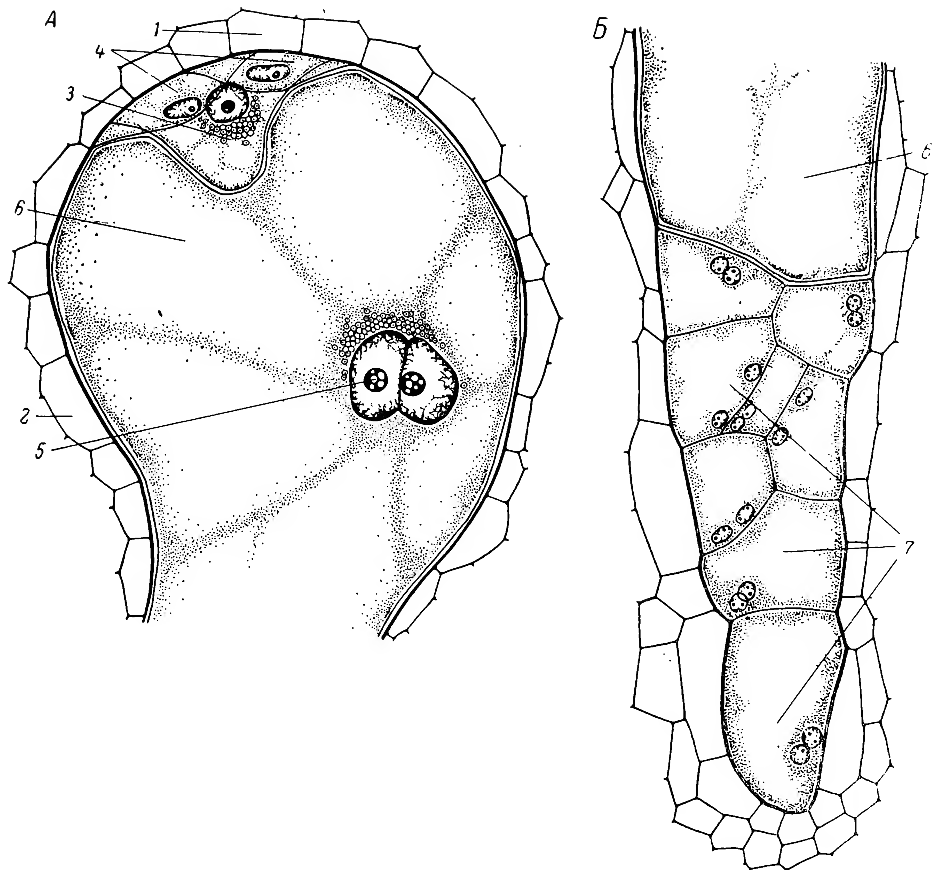


Рис. 3. Микропилярная (*А*) и халазальная (*Б*) части зрелого зародышевого мешка *Nelumbo nucifera*.

1 — нуцеллярный колпачок, 2 — нуцеллус, 3 — яйцеклетка, 4 — синергиды, 5 — полярные ядра, 6 — центральная клетка зародышевого мешка, 7 — двуядерные клетки антипод.

Эмбриогенез. Через 12 ч после опыления (на стадии двуклеточного эндосперма) зигота приступает к делению (рис. 5). Она сильно вакуолизирована и имеет широкое основание. Это впоследствии обусловливает «сидячий» тип зародыша (см. рис. 9, 10, *6*). Деление зиготы сопровождается постепенной резорбцией крахмала, сосредоточенного в зародышевом мешке. Первая клеточная перегородка, разделяющая апикальную (*ca*) и базальную (*cb*) клетки проэмбрио, располагаются обычно наклонно к оси зародыша. Дочерние клетки получаются неравными: апикальная (линзовидная) клетка меньше базальной. Апикальная клетка богаче плазмой и интенсивно окрашивается (рис. 6). Второе деление происходит в апикальной клетке на стадии 4-клеточного эндосперма (18—20 ч после опыления, рис. 7). Вторая клеточная перегородка располагается наклонно по отношению к первой. Следующее деление наблюдается в базальной клетке; в результате его образуются две неравные клетки (*ci*) и (*m*). Клетки зародыша сильно вакуолизированы (рис. 8). К моменту образования 8-клеточного зародыша (см. рис. 10, *5*) завершается процесс резорбции крахмала в зародышевом мешке. Через 24 ч после опыления формируются многоклеточный глобулярный проэмбрио и многоклеточный эндосперм (рис. 9; 10, *6*; 11, *1* — см. вклейку).

Через двое суток после опыления в зародыше начинается процесс гистогенеза — дифференциация эмбриодермы и слабо выраженного суспензора (рис. 10, *8*; 11, *2*). Последний обычно состоит из крупных, сильно вакуолизированных клеток и сохраняется до стадии сердечковидного зародыша включительно (рис. 10, *9*, *10*; 11, *3*).

Следующий этап в развитии зародыша (3—4-й день после опыления) характе-

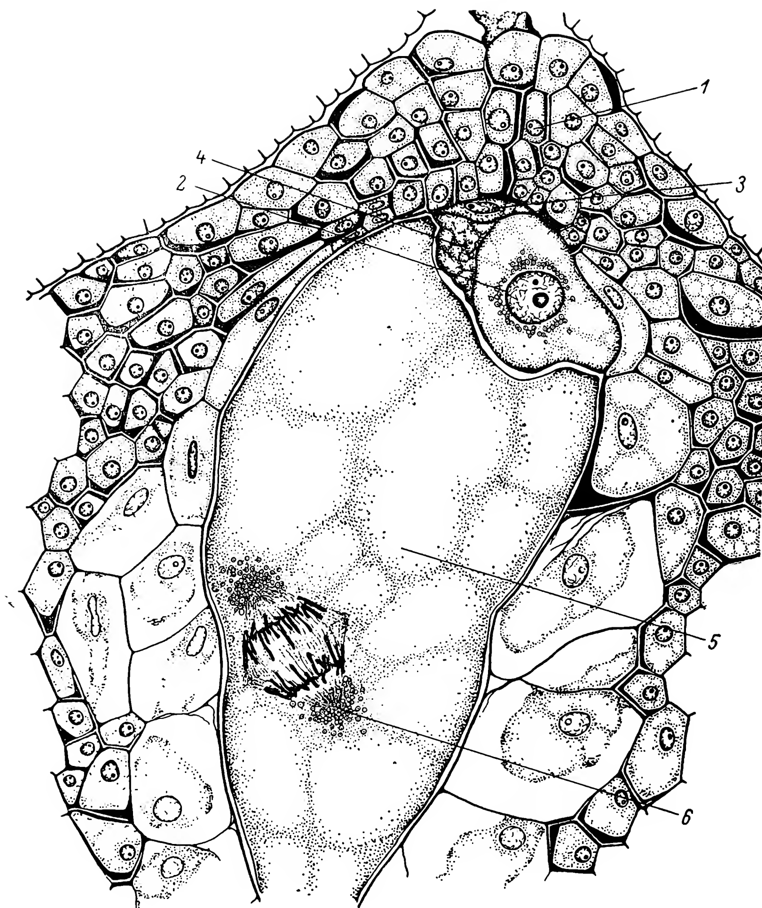


Рис. 4. Микропилярная часть зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (6 ч после опыления). Зигота в состоянии покоя, анафаза I деления эндосперма, одна из синергид разрушена; нуцеллярный колпачок с утолщенными оболочками; виден крахмал в зиготе и центральной клетке.

1 — нуцеллярный колпачок, *2* — зигота, *3* — синергида, *4* — пыльцевое содержимое, *5* — центральная клетка с делящимся ядром, *6* — крахмал (сафранин, алциановый синий, лихтгрюн).

ризуется началом органогенеза — дифференцируются две семядоли и точки роста (сердечковидная стадия — рис. 10, *10*, *11*; 11, *4*; 12). На данной стадии суспензор достигает максимального развития (3-й день), хотя по-прежнему он слабо выражен. Далее суспензор дегенерирует (4-й день), апикальные клетки эмбриодермы при этом становятся двуядерными (рис. 11, *4б*).

Процесс развития зародыша сопровождается усиленным ростом эндосперма, который достигает на этой стадии максимального развития, активным процессом отложения крахмала в клетках наружного интегумента, а также сокращением размеров нуцеллуса и дезорганизацией гипостазы. Характерно, что нуцеллярный колпачок лизису не подвергается, утолщенные стенки его становятся еще более мощными.

В ходе дальнейшего развития зародыша (5—6-й дни) происходит последующая дифференциация его органов, особенно интенсивная на 5-й день (стадия торпедовидного зародыша) (рис. 11, *5*; 12): закладывается примордий первого листа почечки, дифференцируются элементы проводящей системы в семядолях, формируется апикальная меристема корня. В апексе зародышевого корешка имеется общий образовательный центр. Дерматоген отсутствует, граница между периблемой и чехликом неотчетлива. Эти признаки позволяют рассматривать гистогенез в апексе корня как пример неупорядоченного способа развития (Воронкина, 1975).

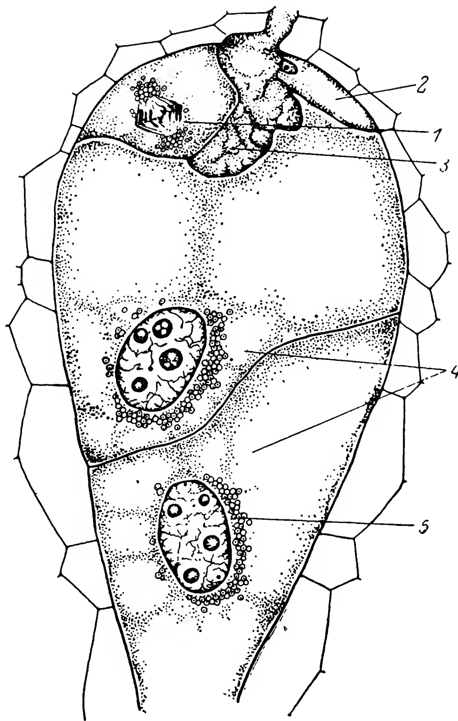


Рис. 5. Микропилярная часть зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (12 ч). Анафаза зиготы и двуклеточный эндосперм.

1 — зигота, *2* — синергида, *3* — пыльцевое содержимое; *4* — эндосперм, *5* — крахмал (сафранин, алциановый синий, лихтгрюн).

Активная дифференциация органов зародыша сопровождается быстрым его ростом: по сравнению с 4-м днем длина зародыша на 5-й день увеличивается примерно в 4 раза (0.87 и 2.86 мм соответственно). Рост зародыша обеспечивается высоким темпом митотической активности в области верхушек семядолей, а также ростом клеток растяжением. Одновременно резко усиливается процесс резорбции окружающих зародыш тканей (рис. 12): во-первых, значительно сокращается размер эндосперма, основная масса которого сохраняется у верхушек семядолей и между ними в виде тонкого тяжа клеток; во-вторых, резко уменьшается ткань нуцеллуса, которая теперь представлена узким слоем дегенерирующих клеток в халазальной части семяпочки; в-третьих, начинается дегенерация внутреннего интегумента по направлению от микропилярной к халазальной части семяпочки (рис. 12; 13, *2а*, *2б* — см. вклейку). На 7-й день начинается отложение крахмала (1—3 зерна в клетке) и во внутреннем интегументе, несмотря на его разрушение в микропилярной части.

Заложение примордия второго листа почечки (8-й день) (рис. 10, *12*; 11, *6*; 12) сопровождается остановкой роста зародыша (Batygina, Vasilyeva, 1981). Клетки эндосперма в халазальной части семяпочки на данном этапе претерпевают изменения (см. ниже), а остатки нуцеллуса полностью исчезают. Проводящая система семяпочки становится более мощной, что проявляется в увеличении числа пучков в синтетическом пучке.

На стадии формирования пластинки первого листа и дальнейшей дифференциации примордия 2-го листа почечки (10-й день) начинается процесс отложения крахмала и жира в клетках верхушек семядолей и элементов почечки. Характерно, что почечка зародыша при этом приобретает желто-зеленую окраску. В наружном интегументе продолжается накопление крахмала (до 30 крупных зерен на клетку). Внутренний интегумент в микропилярной части полностью дегенерирует (рис. 12; 13, *3*).

Заложение примордия третьего листа почечки зародыша происходит на 11—12-й день (рис. 11, *7*; 12). Заслуживает внимания тот факт, что заложение примордия 3-го листа, как и 2-го, коррелирует с торможением роста зародыша. В наружном интегументе появляются крупные воздушные полости (рис. 13, *3*). Это свидетельствует о начале разрушения наружного интегумента и активном потреблении зародышем отложенного в нем крахмала. Указанный процесс усиливается в ходе дальнейшего развития семени (15—30-й день).

Зрелое семя лотоса (30-й день) содержит крупный зародыш (17 мм) с массивными семядолями и зеленой почечкой, состоящей из двух сформированных листьев и одного примордия (рис. 10, *13*; 12). Клетки семядолей и почечки зародыша заполнены массой крахмальных зерен и мельчайшими каплями жира. Остатки эндосперма, наружного интегумента в халазальной части в зрелом семени образуют тонкую сухую пленку. Сверху семя покрыто плотной кожурой темно-бурого цвета.

Эндоспермогенез. По нашим данным, эндосперм лотоса является клеточным. Первое деление центральной клетки зародышевого мешка лотоса на-

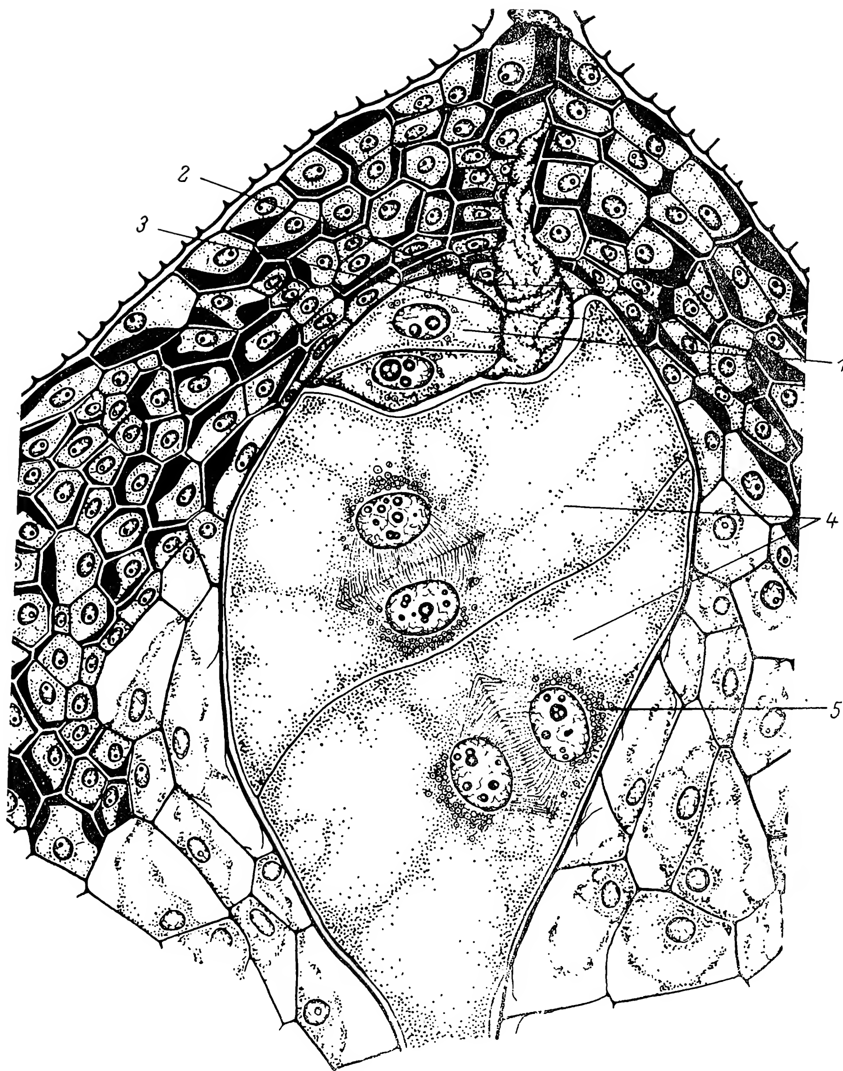


Рис. 6. Микропилярная часть зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (12—14 ч).

Двуклеточный зародыш, II и III деления в эндосперме, протекающие синхронно. *1* — зародыш. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

блюдалось через 6 ч после опыления, когда зигота еще находится в состоянии покоя. Деление сопровождается быстрым потреблением крахмала, сосредоточенного вокруг полярных ядер. Первая клеточная перегородка закладывается наклонно к оси зародышевого мешка (рис. 5). На стадии деления зиготы (в анафазе) эндосперм уже двуклеточный. Следующее деление происходит синхронно в обеих клетках эндосперма — на стадии двуклеточного зародыша (12 ч после опыления). В первой клетке, примыкающей к зародышу, перегородка закладывается параллельно первой клеточной стенке, тогда как во второй — перпендикулярно к ней (рис. 6). Нижнее ядро эндосперма постепенно перемещается в узкую часть зародышевого мешка (рис. 7). С этого этапа деления ядер эндосперма становятся асинхронными.

На ранних стадиях развития эндосперма клетки его богаты цитоплазмой и содержат многоядрышковые ядра с многочисленными вакуолями. По мере формирования эндосперма (на стадии многоклеточного зародыша) такое строение сохраняется лишь у клеток периферических слоев, граничащих с зародышем и другими тканями семяпочки. Центральные клетки становятся сильно вакуолизированными, число ядрышек в их ядрах сокращается до 1—2.

Максимального развития эндосперм достигает на стадии сердечковидного зародыша (3—4-й день).

Быстрый переход от сердечковидной к торпедовидной стадии развития зародыша сопровождается резким сокращением размеров эндосперма. Исключительной особенностью развития эндосперма в этот период является образование многоядерных многоядрышковых клеток в халазальной части семяпочки. Вначале эти тонкостенные густоплазменные клетки сильно сплющены, что обусловлено давлением на них верхушек семядолей вследствие очень быстрого роста зародыша. Постепенно они приобретают округлую форму и утолщенные оболочки. В цитоплазме появляются крупные капли жира. К 8-му дню характерные многоядерные клетки располагаются группами или отдельно и «внедряются» в ткань халазальной части семяпочки.

В зрелом семени эндосперм представлен тонкой пленкой, окружающей семядоли и почечку.

Обсуждение результатов

Последовательный ход развития зародыша позволяет говорить о том, что зародыш лотоса двусемядольный. Это согласуется с результатами работ Conard (1902, 1905), Gupta, Ahuja (1967), Gupta, Ahluwalia (1979) и др. Характер заложения первых перегородок в проэмбрио свидетельствует о том, что его развитие идет по Asterad-типу, Peneae-вариации.

Поскольку многие исследователи (Яковлев, 1961; Тахтаджян, 1966; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.) придают большое таксономическое значение наличию или отсутствию подвеска у зародышей покрытосемянных, интересно рассмотреть строение зародыша различных представителей нимфейных. Согласно литературным данным (Conard, 1902; Cook, 1906, 1909; Seaton, 1908, и др.), у нимфейных (*Nymphaea advena*, *Castalia odorata* и др.) либо дифференцируется «латентный» нитчатый суспензор, либо суспензор вообще отсутствует. У *Nymphaea odorata* суспензор исчезает уже на стадии начала дифференциации семядолей (Cook, 1906). Детальное исследование всех стадий развития показало, что у зародыша лотоса *Nelumbo nucifera* слабовыраженный суспензор крайне эфемерен — обнаруживается лишь на стадии глобулярного и сердечковидного зародыша. Вероятно, поэтому исследователи его и не обнаружили.

Одновременно с дифференциацией суспензора в зародыше лотоса происходит заложение эмбриодермы. Можно полагать, что формирование эмбриодермы — первый этап тканевой дифференциации (Яковлев, Алимова, 1976) — является той критической фазой эмбриогенеза, в результате которой зародыш в оп-

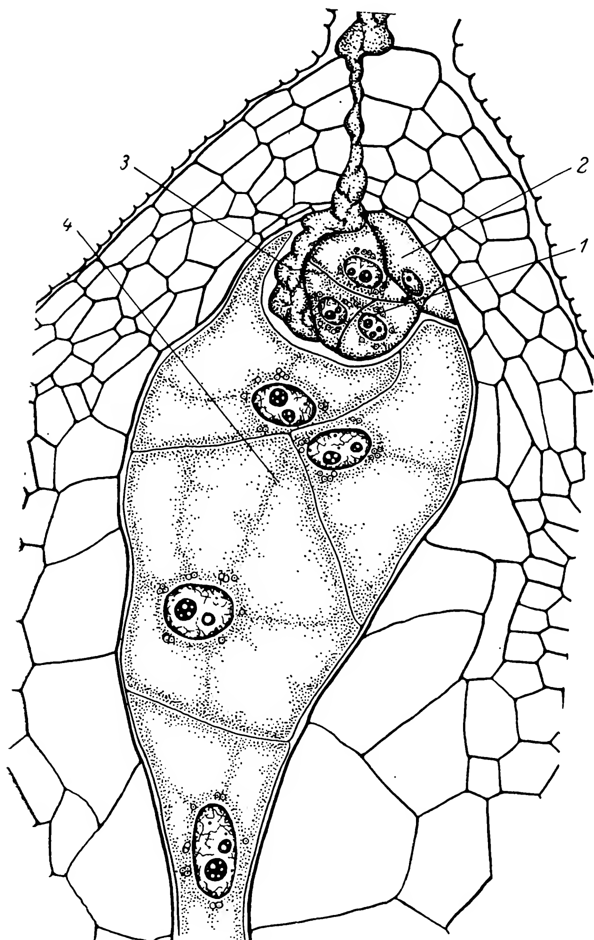


Рис. 7. Микропилярная часть зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (18—20 ч).

Зародыш трехклеточный, эндосперм четырехклеточный. Обозначения те же, что и на рис. 5 и 6.

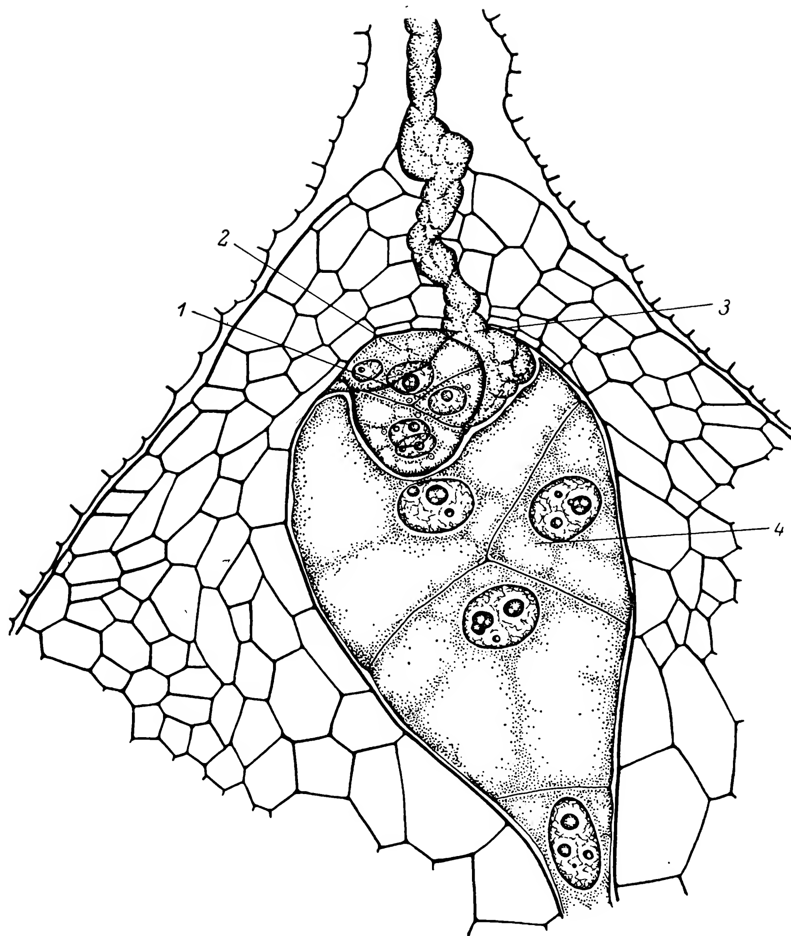


Рис. 8. Микропилярная часть зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (22 ч).

Зародыш четырехклеточный, эндосперм четырехклеточный. Обозначения те же, что и на рис. 5 и 6.

ределенной степени изолируется от окружающих тканей. Связь его с материнским организмом с этого момента может осуществляться лишь с помощью суспензора, который, по мнению некоторых авторов (Поддубная-Арнольди, 1976, и др.), выполняет функцию транслокации питательных веществ к зародышу.

По нашим данным, в семяпочке лотоса дифференцируется гипостаза, наличие которой у него до сих пор не было отмечено ни одним из исследователей. Клетки ее в ходе оплодотворения увеличиваются в размерах и непосредственно контактируют с многоядерными антиподами. Вероятно, это свидетельствует о высокой физиологической активности антиподальной зоны и подтверждает мнение некоторых исследователей о важной роли антипод в жизнедеятельности зародышевого мешка (см. Жукова, Соколовская, 1977). H. York (1904), Cook (1909) отмечали, что антиподальный конец зародышевого мешка лотоса *N. lutea* находится в контакте с аксиальной массой клеток, которая состоит из одного или нескольких рядов клеток. Авторы склонны рассматривать эти клетки как рудимент недоразвитых зародышевых мешков, выполняющих трофическую функцию. Описанная ими аксиальная масса клеток, на наш взгляд, представляет собой гипостазу.

Как видно из результатов настоящей работы, эндосперм лотоса клеточный. Это согласуется с данными Cook (1909), который считал, что образование перегородки между двумя дочерними ядрами эндосперма является постоянным признаком как лотоса, так и других нимфейных. Он подчеркивал, что эта перегородка тонкая и легко разрушается при препарировании материала; вероятно, поэтому она часто не обнаруживается (Cook, 1906; Seaton, 1908, и др.). York (1904) также отметил клеточный тип эндосперма у *N. lutea*, указав на асинхрон-

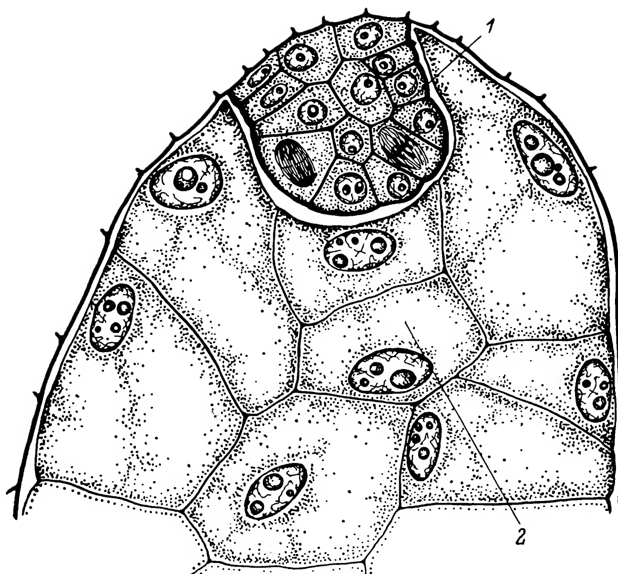


Рис. 9. Фрагмент зародышевого мешка *Nelumbo nucifera* (24 ч) с многоклеточными зародышем и эндоспермом.

1 — зародыш, *2* — эндосперм (генциан-виолет, оранж G).

ность делений. Последний факт не согласуется с нашими данными, что может быть объяснено тем, что York исследовал другой вид лотоса.

Khanna (1965) ошибочно утверждал, что для *N. nucifera* характерен ядерный тип эндосперма. Образование клеточных стенок, по его данным, происходит лишь на 12—16-ядерной стадии. Данный признак в совокупности с рядом других (в частности отсутствием гипостазы) дал автору основание выделить лотос из нимфейных.

Исключительной особенностью развития эндосперма при резком сокращении его размеров является образование специфических многоядерных клеток на стадии торпедовидного зародыша (5-й день). Многоядерность, а также наличие большого числа ядрышек в ядрах и густой цитоплазмы с крупными каплями жира в ней свидетельствуют о высокой физиологической активности этих клеток, локализованных в халазальной части семяпочки. Примечательно, что формирование указанных клеток коррелирует с резким увеличением степени дифференциации зародыша и его размеров (5-й день), а также с заметным усилением дифференциации проводящей системы семяпочки (8-й день). Возможно, эндосперм в халазальной части семяпочки на данной стадии развития начинает функционировать как «гаустория», обеспечивающая приток к зародышу питательных веществ из окружающих тканей семяпочки (например, углеводов из наружного интегумента).

Сходная картина специализации клеток эндосперма, проявляющаяся в приобретении густой цитоплазмы и утолщенных оболочек, была отмечена (Никитичева, 1979) у семяпочек *Tozzia alpina* (*Scrophulariaceae*); она связывалась автором с функцией абсорбции питательных веществ, поступающих в халазальную гаусторию из проводящего пучка.

Изучение эмбриогенеза лотоса в динамике позволило выявить некоторые морфогенетические корреляции в развитии зародыша и окружающих его структур семяпочки и на основе этих корреляций выделить в фазах эмбриогенеза определенные этапы (рис. 12):

I. Фаза проэмбриональная (бластомеризации) — начинается с деления зиготы, сопровождается функционированием многоядерных антипод, гипостазы, синергид, а также резорбцией крахмала в зародышевом мешке и началом отложения крахмала в клетках наружного интегумента и завершается заложением эмбриодермы;

II. Фаза эмбриональная (гистогенеза и органогенеза):

— инициация семядолей и точки роста у зародыша — коррелирует с максимальным развитием эндосперма;

— заложение примордия 1-го листа почечки, элементов проводящей системы семядолей, зародышевого корешка (по неупорядоченному типу) — сопровождается резким сокращением размеров эндосперма, нуцеллуса и внутреннего интегумента;

— заложение примордия 2-го листа почечки зародыша — характеризуется увеличением числа пучков проводящей системы семяпочки, завершением специализации клеток эндосперма;

— формирование пластинки 1-го листа почечки зародыша — коррелирует с на-

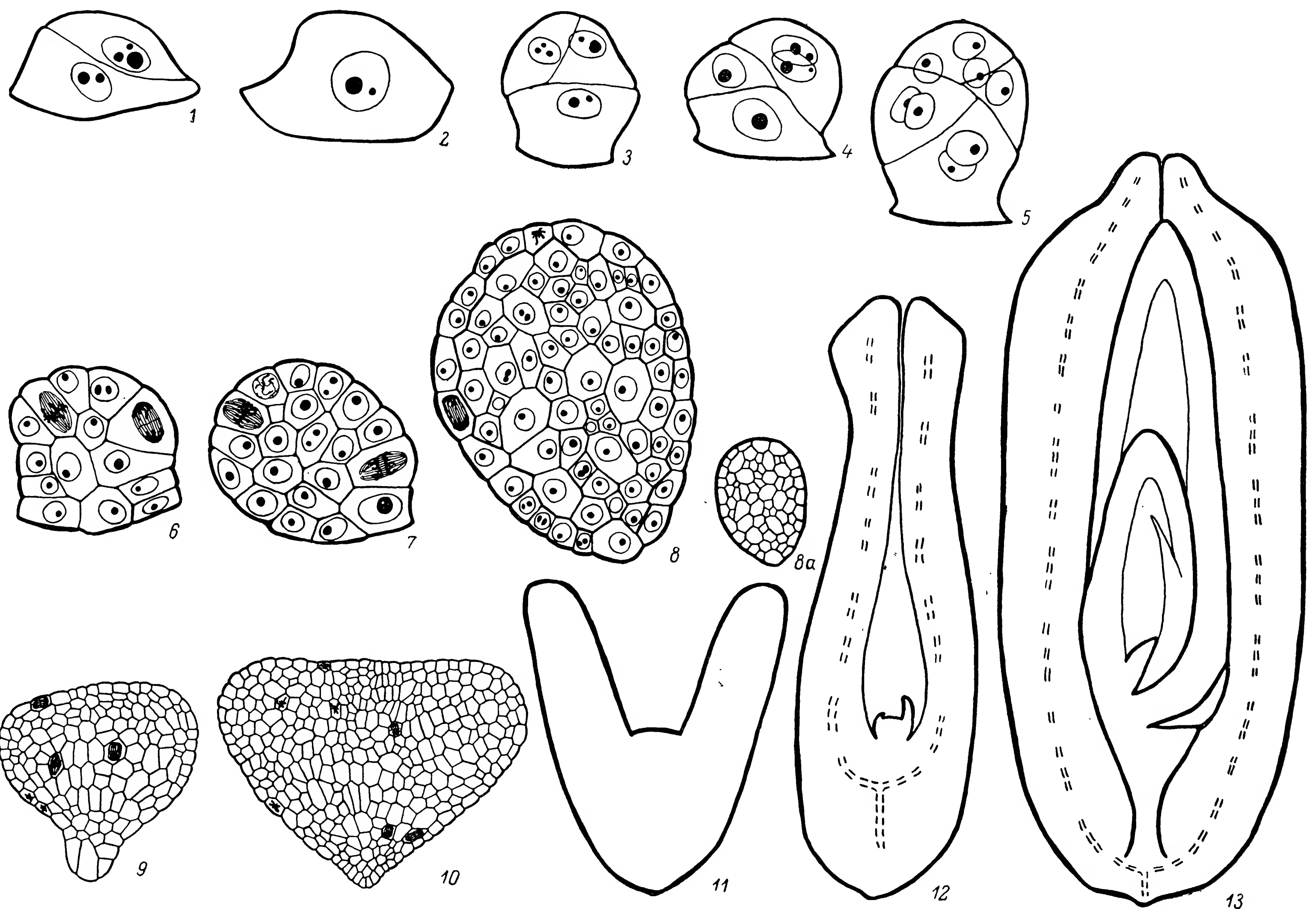


Рис. 10. Развитие зародыша *Nelumbo nucifera* (схематизировано).

1—13 — стадии развития.

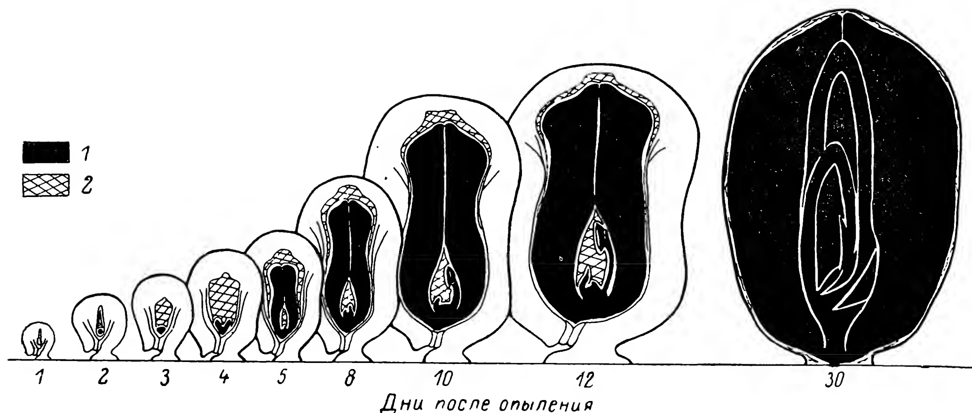


Рис. 12. Схема строения семяпочки *Nelumbo nucifera* на разных стадиях развития.
1 — зародыш, *2* — эндосперм.

чалом отложения запасного крахмала в почечке и семядолях зародыша, а также приобретением почечкой желто-зеленой окраски;
— заложение примордия 3-го листа почечки зародыша — сопровождается дегенерацией наружного интегумента и потреблением крахмала, отложенного в нем;
— окончательное формирование и становление физиологической зрелости зародыша — сопровождается дегенерацией большей части тканей семяпочки.

Такое деление на этапы подтверждается также данными, полученными с помощью биохимических методов и метода культуры тканей in vitro (Batygina, Vasilyeva, 1981; Васильева, Батыгина, 1981).

Таким образом, каждому этапу развития зародыша соответствует определенное состояние окружающих его тканей материнского организма. В ходе эмбриогенеза соотношение между эмбриональными структурами постоянно меняется. Это проявляется в разновременном появлении и функционировании этих структур, определенном состоянии их дифференциации на каждом этапе.

Приведенная характеристика этапов эмбриогенеза лотоса подтверждает положение о том, что развитие зародыша сопровождается, с одной стороны, активным поступлением питательных веществ из материнских тканей к зародышу, с другой — резорбцией последовательно образующимися структурами семяпочки ранее возникших. В связи с этим представляет интерес корреляция, касающаяся локализации и динамики перераспределения крахмала между различными тканями семяпочки лотоса. Как видно из схемы (рис. 14), структурами, запасающими крахмал, последовательно становятся зародышевый мешок, наружный интегумент и зародыш.[2] В ходе оплодотворения начало потребления крахмала, локализованного в зародышевом мешке, всегда совпадает с началом его отложения в клетках наружного интегумента, а процессу усиленной резорбции крахмала в наружном интегументе всегда предшествует начало его отложения в самом зародыше.

Таким образом, во-первых, процесс крахмалообразования в тканях семяпочки лотоса связан с определенными критическими этапами ее развития, а именно с оплодотворением и становлением автономности зародыша (см. ниже); во-вторых, процессы накопления и расходования крахмала в разных структурах семяпочки тесно взаимосвязаны: потреблению его в одной ткани всегда предшествует отложение в другой, т. е. в ходе эмбриогенеза создаются новые резервы питательных веществ на смену прежним.

Анализ взаимоотношений между структурами семяпочки в ходе эмбриогенеза лотоса свидетельствует также и о постепенном становлении относительной независимости (автономности) зародыша от материнского организма (Батыгина, Васильева, 1979; Васильева, Батыгина, 1981). Автономность — наиболее важ-

---

[2] Во внутреннем интегументе отложение крахмала крайне незначительно.

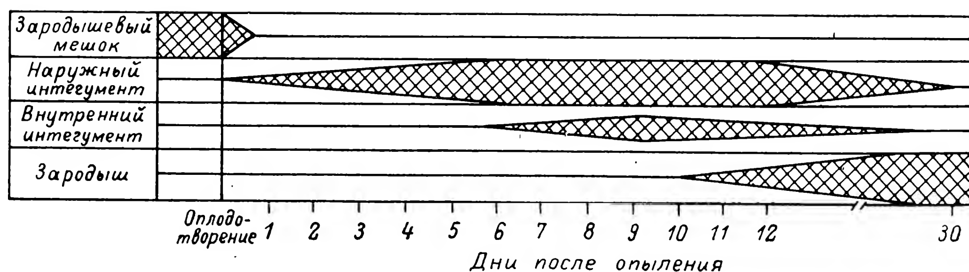


Рис. 14. Схема локализации крахмала в эмбриональных структурах *Nelumbo nucifera* на разных стадиях эмбриогенеза.

ная стадия эмбриогенеза, начиная с которой происходит переход зародыша на относительно самостоятельный путь развития. Она характеризуется определенными для каждого таксона структурными и функциональными показателями: степенью дифференциации зародыша, определенным соотношением эмбриональных структур на данной стадии развития и др.

Автономность зародыша лотоса наступает на стадии формирования пластинки 1-го листа почечки и скоррелирована с началом отложения крахмала в клетках зародыша. Почечка приобретает слабую желто-зеленую окраску, что согласуется с данными Яковлева и Жуковой (1973) об образовании проламеллярных тел и начале синтеза хлорофилла в пластидах почечки (хлороэмбриофит). На этом этапе эмбриогенеза в условиях культуры in vitro зародыш переходит от гетеротрофного к автотрофному типу питания. Такая независимость зародыша лотоса от тканей материнского организма проявлялась в его способности прорастать на данной стадии развития в условиях культуры in vitro (Батыгина, Васильева, 1979).

Становление автономности зародыша — процесс многоступенчатый и обусловленный сложной системой морфогенетических связей между органами зародыша, зародышем и структурами семяпочки, между самими структурами семяпочки. Сложная система корреляций морфогенетических процессов генетически детерминирована и определяет специфику эмбрионального развития.

Анализ полученных данных с учетом литературных позволил внести коррективы в характеристику отдельных эмбриологических признаков, присущих лотосу, и выявить новые: наличие суспензора у зародыша на глобулярной и сердечковидной стадиях развития; наличие гипостазы, обтуратора, нуцеллярного колпачка с утолщенными оболочками; своеобразное развитие эндосперма клеточного типа, присутствие крахмала в клетках зародыша на поздних стадиях развития, клетках наружного и внутреннего интегументов, в зародышевом мешке; наличие многоядерных клеток в базальной части зародыша, антиподах, эндосперме; автономность зародыша. Полученные данные по эмбриогенезу лотоса позволили нам присоединиться к мнению исследователей, считающих зародыш лотоса двусемядольным. Все эти признаки в совокупности с другими могут быть использованы для решения вопросов таксономии и систематики нимфейных и лотосовых.

Авторы выражают искреннюю благодарность М. С. Яковлеву, В. А. Поддубной-Арнольди и А. Е. Васильеву за ценные советы и замечания, полученные при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. Л., Колос. — Батыгина Т. Б. (1981). Сем. *Nymphaeaceae* и *Nelumbonaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. (1979). Поведение зародышей некоторых покрытосемянных в культуре in vitro. Тез. докл. III Всес. конф. «Культура клеток растений», Абовян. — Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981). Сравнительно-эмбриологическое исследование нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. Бот. ж.,

66, 12. — Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. (1981). Культивирование in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. Физиол. раст., 28, 2. — Воронкина Н. В. (1975). Гистогенез в апексах корней покрытосемянных растений и возможные пути его эволюции. Бот. ж., 62, 2. — Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. М., Мир. — Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б. (1977). Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением. Бот. ж., 62, 11. — Кудряшов Л. В. (1964). Происхождение односемядольных однодольных на примере *Helobiae*. Бот. ж., 49, 4. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1978). Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., Наука. — Мейер К. И. (1960). К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. Бюл. МОИП, 65, биол., 6. — Никитичева З. И. (1979). О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж., 64, 11. — Палибин Н. В. (1904). Несколько слов о лотосе (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) и его экономическое значение. Изв. СПб. бот. сада, 4, 3. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосемянных растений. М., Наука. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. М., ИЛ. — Снигиревская Н. С. (1955). К морфологии пыльцы *Nymphaeales*. Бот. ж., 40, 1. — Снигиревская Н. С. (1964). Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. Тр. БИН АН СССР, 13. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1981). Жизнь растений. 5, 1. М., Просвещение. — Терехин Э. С., Никитичева З. И., Яковлев М. С. (1975). Развитие семени, зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*). Бот. ж., 60, 11. — Турдиев С. Ю. (1960). Некоторые особенности прорастания семян и формирования проростков нимфейных. Тр. Алма-Ат. бот. сада, 5. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд. АН СССР. — Шмальгаузен И. И. (1969). Факторы эволюции. М., Наука. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, 7, 2. — Яковлев М. С. (1961). Эмбриогенез и его значение для развития растений. Комаровские чтения, 13. М., Изд. АН СССР. — Яковлев М. С., Алимова Г. К. (1976). Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*). Бот. ж., 61, 1. — Яковлев М. С., Жукова Г. Я. (1973). Покрытосемянные растения с зеленым и бесцветным зародышем. Л., Наука. — Batygina T. B., Vasilyeva V. E. (1981). Experimental study of embryo differentiation in angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon., 50, 1—2. — Conard H. S. (1902). Note on the embryo of *Nymphaea*. Sc. N. S., 15. — Conard H. S. (1905). The water lilies: a monograph of the genus *Nymphaea*. Carnegie Inst. Wash. Publ., 4. — Cook M. T. (1902). Development of the embryo sac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. Bul. Torr. Bot. Club, 29. — Cook M. T. (1906). The embryology of some Cuban *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 42. — Cook M. T. (1909). Notes on the embryology of the *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 48. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. — Gupta S. C., Ahuja R. (1967). Is *Nelumbo* a monocot? Naturwissenschaften, 54, 18.— Gupta S. C., Ahluwalia Bani. (1979). The anther and ovule of *Nelumbo nucifera*. A reinvestigation. J. Ind. Bot. Soc., 58, 2. — Guttenberg K., Müller-Schröder R. (1958). Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanzen von *Nuphar luteum*. Planta, 51, 4. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. 1—2. London. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. Waltham, Mass. USA. — Khanna P. (1965). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. II. *Brasenia schreberi* Gmel. and *Nelumbo nucifera* Gaertn. Austral. J. Bot., 13, 3. — Li H. L. (1955). Classification and phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied families. Amer. Midl. Natur., 54, 1. — Lyon H. L. (1901a). Preliminary note on the embryology of *Nelumbo*. Science, 13. — Lyon H. L. (1901b). Observation on the embryogeny of *Nelumbo*. Repr. from Minnesota Bot. Stud. — Nakai T. (1952). A synoptical sketch of Korean flora of vascular plants indigenous to Korea, arranged in a new natural order. Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 31. — Ohga J. (1937). On the fertilization of *Nelumbo nucifera*. Cytologia, 8. — Schaffner J. H. (1904). Some morphological peculiarities of the *Nymphaeaceae* and *Helobiae*. Ohio Nat., 4. — Schneider E. L., Buchanan J. D. (1980). Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. XI. The floral biology of *Nelumbo pentapetala*. Amer. J. Bot., 67, 2. — Schneider E. L., Chaney T. (1981). The floral biology of *Nymphaea odorata* (*Nymphaeaceae*). Southwest. Natur., 26, 2. — Seaton S. (1908). The development of the embryo sac of the *Nymphaea*. Bul. Torrey Bot. Club, 35. — Takhtajan A. L. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46, 3. — Van Leewoen W. A. M. (1963). A study of the structure of the ginoecium of *Nelumbo lutea* (Willd.) Pers. Acta Bot. Neerlandica, 12, 1. — Wheeler H., Lye K. A. (1975). Seedlings of *Nymphaeaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 70. — York H. H. (1904). The embryo sac and embryo of *Nelumbo*. Ohio Nat., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1981.

SUMMARY

An analysis of interrelations between the ovule structures allowed to reveal some morphogenetic correlations, on the basis of which certain «critical phases» in the embryogenesis of lotus were established. Autonomy — is the most important phase, when the embryo becomes relatively autonomous, i. e. capable of accomplishing its development, growing into a normal plant, independently of the maternal organism. The embryo of the lotus enters this phase when the differentiation of the formed cotyledons and the formation of the first plumule leave blade occur. A complicated system of correlations of morphological processes is determined genetically and defines the peculiarity of the embryonic growth. Successive development of the lotus embryo suggests that it is dicotyledonous.

An analysis of the data obtained with the published data considered allowed to amend the characteristics of some embryological properties of lotus and to reveal the new ones: the presence of the suspensor, hypostasis, obturator, thick-walled nucellar cap; peculiar development of the endosperm of the cellular type; the presence of the multinucleate cells at the basal part of the embryo, antipodes, and the endosperm; the storage of starch in the embryo sac, embryo cells at late growth stages, and the cells of outer and inner integuments.

These characters as combined with some others may be used for solving the problems in taxonomy and systematics of the *Nelumbonaceae*.

УДК 581.55 : 635.965.285.3 (23)(574)

В. Н. Храмцов

СООБЩЕСТВА ЛУКА МОЛОЧНОЦВЕТНОГО *ALLIUM GALANTHUM (LILIACEAE)* В ЧУ-ИЛИЙСКИХ ГОРАХ (СРЕДНЯЯ АЗИЯ)

V. N. KHRAMTSOV. COMMUNITIES OF *ALLIUM GALANTHUM (LILIACEAE)* IN THE CHU-ILYISK MOUNTAINS (MIDDLE ASIA)

В северо-восточной части Чу-Илийских гор широко распространены своеобразные сообщества, доминантом которых является лук молочноцветный *Allium galanthum* — эврипетрофитный, пустынно-степной вид с юго-центрально-восточноказахстанско-джунгарским ареалом. В скалистых низкогорьях он образует серийные (петрофитноразнотравно-, полынно-, кустарниково-луковые, часто монодоминантные) длительно существующие сообщества.

Во время экспедиционных исследований 1980—1981 гг., целью которых было изучение растительного покрова Чу-Илийских гор, нами было описано большое разнообразие сообществ, где эдификатором является дерновинный лук *Allium galanthum* Kar. et Kir. Биоморфологические особенности вида довольно подробно изучила в Казахском мелкосопочнике Т. А. Попова (1965), но сведений о его распространении и фитоценотической роли очень мало. Имеются лишь указания во «Флоре Казахстана» (1958) на массовое произрастание *A. galanthum* в Чу-Илийских горах, и в работе М. М. Ботбаевой (1971) описано несколько сообществ в Кетмень-Тюбинской котловине (бассейн р. Нарын), поэтому сведения о составе и распространении сообществ этой формации на территории Чу-Илийских гор представляют определенный интерес для геоботаников и ботанико-географов.

По данным Поповой (1965), этот лук является многолетним, длительновегетирующим с периодом летнего полупокоя. Он образует рыхлые дерновинки и имеет горизонтальное укороченное корневище, размножается семенным путем.

A. galanthum относится к секции *Cepa*. Секция включает еще 3 дикорастущих вида («Флора СССР», 1935), ареал которых связан с горными районами Средней Азии (Горная Туркмения, Памиро-Алай, Тянь-Шань). Все виды этой секции предпочитают каменистые местообитания («Флора СССР», 1935).

Во всех работах, где имеется упоминание об *A. galanthum*, отмечено, что он является петрофитом, характерен для скал (Попов, 1940; Рубцов, 1948; Кубанская, 1956, и др.) или образует одну из первичных растительных группировок на элювии эффузивных пород (Карамышева, Рачковская, 1973). По нашим наблюдениям, *A. galanthum* — эврипетрофитный вид, так как он встречается на разнообразных по литологическому составу породах (эффузивах, сланцах, песчаниках, конгломератах и др.).

Нами совместно с М. С. Тасекеевым составлен ареал *A. galanthum* по гербарным образцам, хранящимся в гербарии Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова АН СССР, собственным сборам, а также литературным данным. Как видно из рис. 1, ареал вида разорван на две части: северную и южную. Северная часть охватывает южную окраину Казахского мелкосопочника (горы Улутау, Актау, Караоба, Бектау-Ата, Архарлы, Чингиз-Тау) в пределах опустыненных полынно-ковыльных степей. К востоку от Чингиз-Тау *A. galanthum* встречается на северном макросклоне Тарбагатая, заходит на правобережье Черного Иртыша. Самые восточные местонахождения в пре-

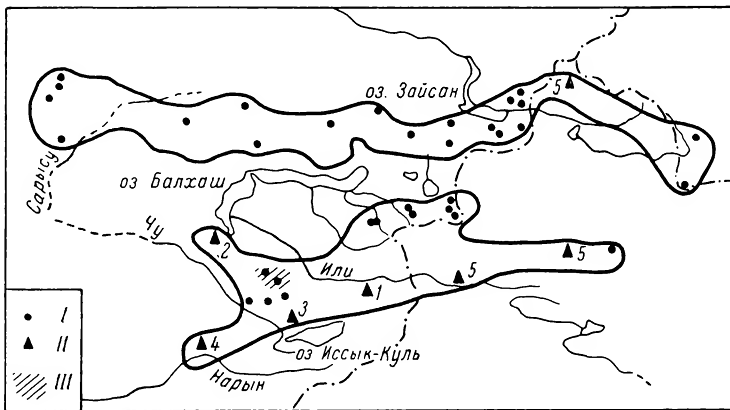


Рис. 1. Ареал *Allium galanthum.*

I — по материалам гербария БИНа АН СССР; *II* — по литературным данным — Попов, 1940 (*1*); Рубцов, Кубанская, 1949 (*2*); Исаков, 1959 (*3*); Ботбаева, 1971 (*4*); «Растения Центральной Азии», 1977 (*5*); *III* — район массового произрастания вида в Чу-Илийских горах.

делах северной части ареала находятся в Монгольском Алтае (бассейн р. Булугун, левый приток Улястей-гола, среди скал под пологом леса, Н. С. Голубкова и Цогт, 28 VI 1973) и в Джунгарской Гоби (Кобдоский аймак, хр. Байтаг-Богдо-Нуру, Тахилту-ула, около 2400 м над ур. м.; левый распадок Улястугола в 5 км от устья, на осыпи южного склона, В. И. Грубов, 18 IX 1948).

В южной части ареала *A. galanthum* распространен в горных массивах Джунгарской Гоби (окрестности г. Урумчи), в Джунгарском Алатау, в Центральном Тянь-Шане (долина р. Или-Кунгеса), на северном макросклоне Заилийского Алатау, на хребтах Акташ, Кендык-тас и в Чу-Илийских горах. Для мелкосопочника северо-восточной Бетпак-Далы (г. Джамбултау) его указывают Н. И. Рубцов и З. В. Кубанская (1949), а для Кетмень-Тюбинской котловины — Ботбаева (1971). Нужно подчеркнуть, что хотя *A. galanthum* и встречается в горах пустынной области, но приурочен к поясу опустыненных степей. Таким образом, *A. galanthum* — типичный пустынно-степной вид и не заходит ни в настоящие пустыни Бетпак-Далы, Прибалхашья и Гоби, ни в сухие степи Казахского мелкосопочника. По характеру ареала это — юго-центрально-восточноказахстанско-джунгарский вид.

Основным районом распространения луковых сообществ в Чу-Илийских горах является южный макросклон низкогорного скалистого массива Анархай, между руслами временных рек Сарыбулак и Тесика. С севера к массиву примыкают открытые подгорные равнины, переходящие в пески Таукумы, к югу простирается волнистое высокоподнятое плато с отдельными скалистыми хребтами. Низкогорья Анархай интенсивно расчленены многочисленными сухими руслами и представлены несколькими хребтами, ориентированными с северо-запада на юго-восток. Наиболее высокие хребты и массивы сложены эффузивными гранодиоритами девонского возраста, а более низкие многочисленные гряды представлены осадочными породами — песчаниками, конгломератами и глинистыми сланцами ордовика и силура. Максимальная отметка массива — 1294 м над ур. м.

Климат района континентальный, лето длительное, знойное и крайне сухое, зима короткая, довольно мягкая. Осенние и весенние периоды непродолжительны («Агроклиматический справочник. . .», 1961). По климадиаграмме, составленной на основании среднемесячных данных температуры и осадков по Госсену—Вальтеру (Walter, 1955), выявляется резко выраженный период летней засухи. Максимальное количество осадков выпадает в весенне-летние (III—VI) и осенние (X—XI) месяцы. Наблюдаются три пика в выпадении осадков: апрель, июнь, октябрь—ноябрь. Общее количество осадков составляет 269 мм.

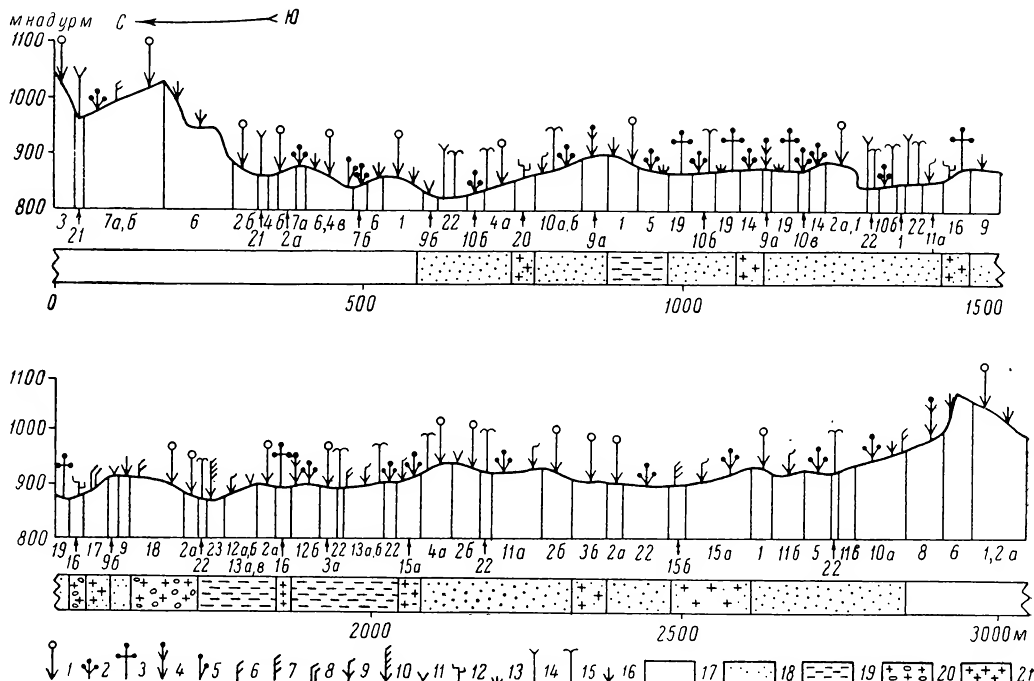


Рис. 2. Профиль в низкогорье Анархай (правый берег р. Копалысай).

1 — *Allium galanthum*, 2 — *Artemisia sublessingiana*, 3 — *A. terrae-albae*, 4 — *A. juncea*, 5 — *A. kasakorum*, 6 — *Stipa caucasica*, 7 — *S. lessingiana*, 8 — *S. macroglossa*, 9 — *Festuca valesiaca*, 10 — *Achnatherum splendens*, 11 — *Ephedra intermedia*, 12 — *Salsola arbusculiformis*, 13 — *Kochia prostrata*, 14 — *Atraphaxis virgata*, 15 — *Spiraea hypericifolia*, 16 — петрофитное разнотравье, 17 — эффузивы, 18 — песчаники, 19 — сланцы, 20 — конгломераты, 21 — породы с повышенным содержанием карбонатов.

Для более ясного представления о характере сообществ с *A. galanthum* и их участии в растительном покрове массива Анархай приводим профиль растительности (рис. 2). Он был заложен в скалистом низкогорном массиве на правом берегу р. Копалысай и охватывает два хребта, сложенных эффузивными породами, депрессию между ними с грядами из осадочных и метаморфических пород: песчаников, сланцев, конгломератов. Хребты и гряды имеют ЗСЗ простирание, абсолютные отметки высот в пределах профиля — 830—1050 м над ур. м. Растительность представлена нижеперечисленными сообществами.

Опустыненные полынно-дерновиннозлаковые степи и серийные полынные, петрофитноразнотравные сообщества

Эврипетрофитные варианты на выходах эффузивов, сланцев, песчаников и конгломератов

1. Разреженные петрофитноразнотравно-луковые группировки (*Allium saianthum*, *Artemisia juncea*, *Ephedra intermedia*, *Ziziphora bungeana*. *Schrenkia involucrata*, *Silene holopetala*, *Haplophyllum perforatum*, *Seseli sessiliflorum*, *Stipa caucasica*, *S. orientalis*) с кустарниками *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica* на скальных выходах южных и северных склонов.

2. Серия луковых и петрофитноразнотравно-луковых сообществ на осыпях и щебнистых участках южных склонов: а) луковое (Allium galanthum) с редкими петрофитами (*Ephedra intermedia*, *Artemisia juncea*, *Schrenkia involucrata*, *Scutellaria sieversii*), с единичными кустарниками (*Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*) и высоким полукустарничком *Atraphaxis virgata*; б) ферулово-эфедрово-луковое (Allium galanthum + Ephedra intermedia + Ferula dissecta + Silene holopetala).

3. Серия полынно-луковых сообществ на осыпях и щебнистых участках западных и северных склонов: а) ситниковиднополынно-луковое (Allium ga-

lanthum + Artemisia juncea) с участием *Ferula dissecta*, *Artemisia sublessingiana*, *Stipa caucasica*, *Lagochilus platycalyx*, *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*; б) сублессингиановополынно-луковое (Allium galanthum + Artemisia sublessingiana) с участием злаков (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. caucasica*) и *Spiraea hypericifolia*.

4. Серия кустарниково-луковых и луково-кустарниковых сообществ на осыпях северных склонов и нижних частях осыпей южных склонов: а) полынно-кустарниково-луковые (*Allium galanthum*, *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*, *Artemisia sublessingiana*, *A. juncea*); б) луково-вишневое (Cerasus tianschanica — Allium galanthum+Alcea nudiflora); в) казахскополынно-кустарниково-луковое (Allium galanthum — Cerasus tianschanica + Atraphaxis virgata — Artemisia kasakorum) с участием разнотравья (*Delphinium biternatum*, *Piptatherum songaricum*).

5. Серия эфемерово-прутняково-сублессингиановополынных сообществ (Artemisia sublessingiana+Kochia prostrata+Trigonella arcuata+Ziziphora tenuior+Taeniatherum crinitum+Anisantha tectorum) на мелкоземистых и нижних участках южных склонов.

Эвпетрофитные варианты на выходах эффузивных пород

6. Разреженные группировки петрофитов (*Stipa orientalis*, *Artemisia juncea*, *Allium galanthum*, *Festuca valesiaca*, *Ziziphora bungeana*, *Seseli sessiliflorum*, *Ephedra intermedia*, *Scutellaria sieversii*, *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.) на скалах северных и южных склонов.

7. Серия сублессингиановополынных сообществ (Artemisia sublessingiana) на мелкоземистых участках: а) луково-сублессингиановополынные (Allium galanthum+Artemisia sublessingiana) в верхних частях, б) ковыльково-сублессингиановополынные (A. sublessingiana+Stipa caucasica) с участием *Stipa lessingiana*, *Ferula dissecta*, *Spiraea hypericifolia* в нижних частях северных склонов.

8. Серия ситниковиднополынных сообществ на щебнистомелкоземистых участках: ферулово-ковыльково-ситниковиднополынное (Artemisia juncea+Stipa caucasica+Ferula dissecta) с участием *Cerasus tianschanica*, *Atraphaxis virgata* на северном склоне.

Псаммо-петрофитные варианты на выходах песчаников

9. Разреженные группировки петрофитов (*Ephedra intermedia*, *Schrenkia involucrata*, *Allium galanthum*, *Artemisia juncea*, *Ziziphora bungeana*, *Onosma irritans*, *Seseli sessiliflorum*, *Dianthus soongoricus*, *Stipa caucasica*) на скалах северных и южных склонов и серийные сообщества, образованные этими видами в верхних частях склонов и на хребтах, с участием злаков (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. caucasica*, *S. macroglossa*): а) ситниковиднополынное (Artemisia juncea) с участием *Festuca valesiaca*, *Goniolimon cuspidatum*, *Spiraea hypericifolia*); б) эфедровое (Ephedra intermedia) с участием злаков (*Festuca valesiaca*, *Stipa macroglossa*) на северных склонах.

10. Серия злаково-сублессингиановополынных сообществ с кустарниками на мелкоземистых участках северных склонов: а) петрофитноразнотравно-сублессингиановополынное (Artemisia sublessingiana+Festuca valesiaca+Stipa caucasica+Piptatherum songaricum+Artemisia juncea+Ephedra intermedia) с участием *Spiraea hypericifolia*, *Salsola arbusculiformis*, *Atraphaxis compacta*; б) типчаково-сублессингиановополынно-таволговое (Spiraea hypericifolia — Artemisia sublessingiana+Festuca valesiaca) с участием *Stipa lessingiana*, *Artemisia juncea*, *Hymenolyma bupleuroides*, *Cerasus tianschanica*; в) типчаково-ковыльно-сублессингиановополынное (Artemisia sublessingiana+Stipa lessingiana+S. macroglossa+Festuca valesiaca+Hymenolyma bupleuroides) с участием эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Carex stenophylloides*) в нижних частях склонов.

11. Серия типчаковых и сублессингиановополынно-типчаковых сообществ в нижних частях северных склонов: а) эфемерово-типчаковое (Festuca valesiaca+Meniocus linifolius+Ziziphora tenuior+Trigonella orthoceras+Alyssum turkestanicum и др.); б) ковыльково-сублессингиановополынно-типчаковое (Festuca valesiaca+Artemisia sublessingiana+Stipa caucasica) и в) ферулово-сублессингиановополынно-типчаковое (Festuca valesiaca+Artemisia sublessingiana+Ferula dissecta).

Пелито-петрофитные варианты на выходах сланцев

12. Серия луково-полынных и полынно-петрофитноразнотравных сообществ на верхних и средних частях северных и западных склонов: а) ситниковиднополынно-луково-эфедровое (Ephedra intermedia+Allium galanthum+Artemisia juncea); б) ферулово-ковыльково-луково-полынное (Artemisia sublessingiana+A. juncea+Allium galanthum+Ferula dissecta+Stipa caucasica) с участием *Festuca valesiaca*, *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica* и *Atraphaxis virgata*.

13. Серия полынно-дерновиннозлаковых сообществ средних и нижних частей северных склонов: а) ферулово-полынно-злаковое (Festuca valesiaca+Stipa caucasica+S. lessingiana+Artemisia sublessingiana+A. juncea+Ferula dissecta) со *Spiraea hypericifolia* и *Atraphaxis virgata*; б) ферулово-ковылково-типчаково-таволговое (Spiraea hypericifolia—Festuca valesiaca+Stipa lessingiana+Ferula dissecta) с участием *Artemisia sublessingiana*, *Allium barszczewskii*; в) луковичномятликово-ковыльно-полынное (Artemisia sublessingiana+A. terrae-albae+Stipa lessingiana+S. macroglossa+S. caucasica+Poa bulbosa).

Кальцефитно-петрофитные варианты на выходах конгломератов и других отложениях с повышенным содержанием карбонатов

14. Серия сублессингиановополынных сообществ (Artemisia sublessingiana) в верхних частях северных склонов с участием *Festuca valesiaca*, петрофитного разнотравья (*Allium galanthum*, *Ixiolirion tataricum*, *Piptatherum songaricum*), кустарников (*Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*) и полукустарничков (*Salsola arbusculiformis*, *Ceratoides ewersmanniana*).

15. Серия дерновиннозлаково-сублессингиановополынных сообществ в средних и нижних частях северных склонов: а) эфедрово-ковыльно-типчаково-сублессингиановополынное (Artemisia sublessingiana+Festuca valesiaca+Stipa lessingiana+S. caucasica+Ephedra intermedia) с участием *Lagochilus platycalyx*; б) эфемероидно-ковыльно-сублессингиановополынное (Artemisia sublessingiana+Stipa lessingiana+S. caucasica+Poa bulbosa+Carex stenophylloides) с участием *Salsola arbusculiformis*, *Artemisia semiarida*.

16. Серия ковыльно-типчаково-боялычево-белоземельнополынных сообществ (Artemisia terrae-albae+Salsola arbusculiformis+Festuca valesiaca+Stipa macroglossa+Kochia prostrata) с участием эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Potentilla soongarica*, *Eremurus cristatus*, *Euphorbia rapulum*) и мхов на плоских средних частях северных склонов.

17. Серия полынно-типчаково-крупноязычковоковыльных сообществ (Stipa macroglossa+Festuca valesiaca+Artemisia semiarida) с участием *Ephedra intermedia*, *Salsola arbusculiformis*, *Stipa lessingiana*, *S. caucasica*, *Lagochilus platycalyx*, *Eremurus cristatus*, *Euphorbia rapulum*, *Kochia prostrata*, *Atraphaxis compacta* и обилием эфемеров (*Trigonella orthoceras*, *T. arcuata*, *T. cancellata*, *Ziziphora tenuior*, *Alyssum dasicarpum*) на вогнутых участках северных склонов.

18. Серия ковыльково-полынных сообществ (Artemisia terrae-albae+A. juncea+Stipa caucasica) с участием *Salsola arbusculiformis*, *Lagochilus platycalyx*, *Stipa orientalis*, *Allium galanthum*, *Schrenkia involucrata*, *Atraphaxis virgata*, *A. compacta* и кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*) на мелкоземистых участках южных склонов.

Полукустарничковые пустыни со злаками

Псаммо-петрофитный вариант на выходах песчаников

19. Серия эфемерово-прутняково-белоземельнополынных сообществ (Artemisia terrae-albae+Kochia prostrata+Trigonella arcuata+T. orthoceras) с участием *Salsola arbusculiformis* и *Stipa caucasica* на слабонаклонных участках южных склонов.

Кальцефитно-петрофитные варианты на выходах конгломератов и других породах с повышенным содержанием карбонатов

20. Серия прутняково-белоземельнополынно-боялычевых сообществ (Salsola arbusculiformis+Artemisia terrae-albae+Kochia prostrata) с участием *Stipa lessingiana*, *Ephedra intermedia*, *Allium galanthum*, *Ferula dissecta* на мелкоземистых участках в верхних частях северных склонов.

Кустарничковая и полукустарничковая растительность логов

21. Серийно-экологические ряды сообществ ложбин и логов с дном, покрытым обломочным материалом: петрофитноразнотравные (Lagochilus platycalyx+Allium galanthum+Alcea nudiflora) с кустарниками (*Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*) в сухих ложбинах среди скал на осыпях → кустарниковые и полукустарничковые (Atraphaxis virgata+Ephedra equisetina+Ribes saxatile+Cotoneaster melanocarpus) в крупных крутых расщелинах.

22. Серийно-экологические ряды сообществ ложбин и логов с мелкоземистым субстратом: эфемеровые (Bromus oxyodon+Erodium hoefftianum+Trigonella sp. sp и др.) → сублессингиановополынные (Artemisia sublessingiana) → казахскополынные (Artemisia kasakorum) → осоково-таволговые (Spiraea hypericifolia—Carex stenophylloides) → курчавковые (Atraphaxis virgata).

23. Ряд чиевых сообществ (Achnatherum splendens) с участием *Artemisia kasakorum*, *Ceratoides ewersmanniana*, *Cousinia lappacea*, *Atriplex* sp. на засоленных террасах логов.

Как видно из перечня основных сообществ, встречающихся в массиве Анархай, луковые там очень характерны и широко распространены (рис. 2, *1—4*). Доминирует *Allium galanthum* преимущественно на склонах южной экспозиции, но входит также и в состав многих ценозов на склонах северной экспозиции (рис. 2, *6*, *7*, *9*, *12*, *14*, *17*, *21*).

Выше отмечалось, что *A. galanthum* является эврипетрофитом, т. е. видом, произрастающим на породах разного литологического состава. Сообщества лука молочноцветного в значительной степени связаны с определенным эдафическим типом местообитания: это либо хрящевато-щебнистые слаборазвитые почвы, покрытые на поверхности дресвой и щебнем, либо почти голые осыпи с обломками пород размером 5×5, 10×10 см и небольшим слоем мелкозема под ними, либо просто скалы. Этот тип местообитания более характерен для склонов южной экспозиции. На северных склонах они встречаются значительно реже и там также связаны с осыпями и скальными выходами пород. Сообщества лука молочноцветного приурочены к поверхностям с уклоном 10—20, реже — 35—40°. Щебнистость и каменистость поверхности почвы на южных склонах составляет 80—90, иногда 100%. Общее проективное покрытие растений — 15—30%, более половины его приходится на долю молочноцветного лука. Сообщества являются серийными с нечеткими границами, постепенными переходами, с небогатым видовым составом каждого конкретного сообщества, представленным главным образом различными ксерофитами и петрофитами. Характерна фрагментарность ценозов (площадь их зависит от степени однородности механического состава породы).

Среди большого разнообразия ценозов, где эдификатор — *A. galanthum*, можно выделить несколько групп, которые в исследованном районе распростра-



Рис. 3. Сообщество *Allium galanthum* во время массового цветения (район р. Копалысай).

нены более широко. По таксономическому рангу эти группы, по-видимому, соответствуют группам ассоциаций. При характеристике сообществ лука молочноцветного мы использовали описания, сделанные не только в районе р. Копалысай, где был заложен профиль, но и по всему массиву Анархай.

Петрофитноразнотравно-луковые и луковые сообщества. Луковые встречаются на любых породах, но преимущественно на южных склонах. Основная их особенность — монодоминантность и очень бедный флористический состав. Фитоценозы состоят почти из одного вида-эдификатора — *A. galanthum*, он хорошо развит и обилен (cop_1—cop_2, 10—18%). В очень небольшом количестве, часто единично присутствуют обычные петрофиты: *Ephedra intermedia*, *Scutellaria sieversii*, *Schrenkia involucrata*, *Artemisia juncea*, *Stipa caucasica* и др. Редко и неравномерно разбросаны кустарники *Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia* и высокий полукустарничек *Atraphaxis virgata*. Эфемеры (*Trigonella arcuata*, *T. orthoceras*, *Anisantha tectorum*, *Cerastium inflatum*, *Glaucium elegans*) рассеяны и не образуют сплошного покрова. Площадь этих ценозов бывает весьма значительна. Например, в районе р. Копалысай на одной из гряд, сложенной песчаниками, их протяженность составляет около 1 км, ширина колеблется от 10—15 до 60 м (рис. 3).

Кустарничково-луковые сообщества. Встречаются они в основном на песчаниках. Здесь содоминируют *Allium galanthum* (cop_1—cop_2, до 10%), *Ephedra intermedia* (sp—cop_{1-2}, 1—2 до 15%), *Ferula dissecta* (sp, 1—2%). Если ценоз расположен в нижней части склона, то тогда обычно присутствует *Artemisia kasakorum* (sp, 3%). Для них характерно несколько красочных аспектов: первый — зелено-желтый, во время цветения эфедры средней, второй — красный, во время ее плодоношения и третий — белый, в период массового цветения лука молочноцветного. Площадь сообществ до 200 м^2. На эффузивах и плотных песчаниках с карбонатным натеком описаны эфедрово-шренкиево-луковые. Доминируют *Allium galanthum* (cop_{1-2}, 10—14%), *Schrenkia involucrata* (sp—cop_1, 2—4%), *Ephedra intermedia* (sp, 2%); в небольшом обилии присутствуют *Artemisia juncea*, *A. sublessingiana*, *Stipa caucasica*, *Scutellaria sieversii*, *Ferula dissecta*, *Tulipa regelii*, *T. alberti*. На песчаниках довольно обильны эфемеры *Meniocus linifolius*, *Alyssum dasicarpum*, *Trigonella arcuata* и др. Площадь 100—500 м^2.

В центральной части Анархая в фитоценозах этой группы отмечены *Hedy-*

sarum chantavicum — эндемик Чу-Илийских гор и редкий для района вид *Thesium multicaule*.

Полынно-луковые сообщества. Ситниковиднополынно-луковые приурочены к глинистым сланцам и эффузивам. Сообщества слагают *Allium galanthum* (cop_{1-3}, 10—20%), *Artemisia juncea* (sp—cop_1, 2—5 до 7—10%), *Ferula dissecta* (sp—cop_1, 10—15%); в небольшом обилии (sol—sp) встречаются *Piptatherum songaricum*, *Kochia prostrata*, *Ephedra intermedia*, *Schrenkia involucrata*, *Stipa caucasica*, *Artemisia sublessingiana*, *Atraphaxis virgata*, кустарники *Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*. Синузия эфемеров развита слабо, но обычны *Anisantha tectorum*, *Cerastium inflatum*, *Holosteum polygamum*, *Scandix stellata*, *Galium verticillatum* и др. В районе высшей точки Анархая (1294 м над ур. м.) зарегистрированы *Clematis songarica* и *Acantholimon alatavicum*. Площадь ценозов 1000—9000 м^2.

Сублессингиановополынно-луковые с ковыльком сообщества приурочены к небольшим мелкокаменистым осыпям с тонким слоем мелкозема на поверхности и к привершинным частям склонов. Видовой состав этих ценозов беден, занимаемая ими площадь небольшая. Доминируют *Allium galanthum* (cop_1, 10%), *Artemisia sublessingiana* (cop_{1-2}, 10%), *Stipa caucasica* (cop_1, 3—5%); встречаются *Artemisia juncea*, *Lagochilus platycalyx*, *Ferula dissecta*.

Казахскополынно-курчавково-луковые и курчавково-луковые сообщества приурочены к средним и нижним частям склонов, образуют неширокие полосы вокруг голых осыпей. Доминируют *Allium galanthum* (sp—cop_2, 5—10%), *Atraphaxis virgata* (sp—cop_1, 3—5%), *Artemisia kasakorum* (sol—sp, 2—4%), встречаются в небольшом обилии *Cerasus tianschanica*, *Piptatherum songaricum*, *Delphinium biternatum*, *Haplophyllum perforatum*, *Tragopogon elongatus*, *Lamium amplexicaule*, *Geranium rotundifolium*, *Vicia subvillosa*, *Stipa kirghisorum*, *Galium aparine*, *Papaver pavoninum*.

Кустарниково-луковые сообщества. Таволгово-луковые характерны для скальных выходов разнообразных пород. Обычно они расположены на участках мелкозема непосредственно под скалами или на крупнокаменистых осыпях. Видовой состав довольно разнообразен. Содоминантом *Allium galanthum* (sp—cop_1, 15—20%) является *Spiraea hypericifolia* (sp—cop_1, 5—10%), вместе с ними встречаются *Cerasus tianschanica* (sol—sp), *Artemisia sublessingiana* (sol), *A. juncea* (sp), *Ferula dissecta* (sol—sp), *Atraphaxis virgata*, *Ziziphora bungeana*, *Onosma irritans*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Pseudosedum longidentatum*, *Silene holopetala*, *Lagochilus platycalyx*. В низкогорьях Анархая подобными сообществами заняты значительные площади.

Кроме описанных сообществ, где *Allium galanthum* доминирует, имеется большое число фитоценозов, в которых он является содоминантом или просто характерным видом, индицирующим близкое залегание к поверхности коренных пород и маломощных слаборазвитых почв. На западных щебнисто-мелкоземистых склонах, сложенных сланцем, широко распространены луково-сублессингиановополынные ценозы с преобладанием следующих видов: *A. galanthum* (sp, 3—5%), *Artemisia sublessingiana* (sp, 4—6%), *A. juncea* (sp, 2%), *Ferula dissecta* (sp—cop_1, 5—7%); единично встречаются злаки *Festuca valesiaca*, *Stipa caucasica*, довольно равномерно разбросаны кустарники *Spiraea hypericifolia* (sp, 3—4%), *Cerasus tianschanica* (sol) и полукустарничек *Atraphaxis virgata* (sp, 2—3%). Луково-вишневые приурочены к небольшим осыпям эффузивов между скал на северных склонах. Содоминанты — *Cerasus tianschanica* (cop_{1-2}, 15—18%), *Allium galanthum* (sp, 3—5%); встречается *Alcea nudiflora*.

В небольшом обилии *Allium galanthum* присутствует в полынно-боялычевых на северных склонах (кальцефитно-петрофитный вариант): *Salsola arbusculiformis* (cop_1, 5%), *Artemisia sublessingiana* (sp), *A. terrae-albae* (sp), *Stipa caucasica* (sp), *Poa bulbosa* (cop_{1-2}, 5%), *Allium galanthum* (sol) и в кустарниково-эфемероидно-типчаковых на северных склонах: *Festuca valesiaca* (cop_1, 7—10%), *Poa bulbosa* (sp), *Vicia subvillosa* (sp), *Ranunculus regelianus* (sp), *Potentilla soongarica* (sp), *Ferula dissecta* (cop_1), *Allium galanthum* (sol), *Juno kuschakewiczii*.

Довольно обильны и мох (до 15%), и кустарник *Spiraea hypericifolia* (sp, 4%). Следует добавить, что во всем массиве Анархай и особенно во внутренних его частях *Allium galanthum* является константным видом во всех петрофитноразнотравных группировках скальной растительности.

Сообщества с *A. galanthum* распространены и в грядовом мелкосопочнике, сложенном песчаниками, мраморизованными известняками, сланцами, который расположен юго-восточнее массива Анархай. Они занимают там небольшие участки размером 100—200 м² на осыпях, под скалами и на скалах. По сравнению с массивом Анархай растительный покров этого района отличается значительно меньшим участием кустарников *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica* и почти полным отсутствием на склонах *Atraphaxis virgata*. Для луковых ценозов характерны такие пустынные виды, как *Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*. Межгрядовые понижения представлены пустынными полынными сообществами (Artemisia sublessingiana, A. terrae-albae). На северных склонах гряд в этом мелкосопочнике распространены серии сообществ сублессингиановополынной формации с участием *Stipa sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Allium galanthum*. Следует отметить более богатый флористический состав в сообществах на известняковых грядах (ур. Акшокы). Здесь, кроме обычных видов петрофитов — *Stipa caucasica*, *S. orientalis*, *Ephedra intermedia*, *Ziziphora bungeana*, *Artemisia juncea* и кустарников *Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*, в сообществе с доминированием *Allium galanthum* (cop_1, 8—10%) присутствует реликт третичной флоры *Niedzwedzkia semiretschenskia*, а на скальных выходах встречается редкий для района вид *Helianthemum songaricum*.

На северном макросклоне хребта Акташ (система хр. Жетыжол), на левом берегу р. Жанмантал, в районе высоты 1602 м над ур. м. также описаны два своеобразных по составу фитоценоза с доминированием *Allium galanthum*. Первое вишнево-рутолистнополынно-луковое — на каменисто-щебнистом склоне южной экспозиции, на высоте 1200 м над ур. м., доминируют *A. galanthum* (cop_2, 10%), *Artemisia rutifolia* (cop_1, 5%), *Cerasus tianschanica* (sp—cop_1), присутствуют *Stipa caucasica*, *Elytrigia* sp., *Eremurus* sp., *Patrinia intermedia*, *Piptatherum songaricum*, *Onosma irritans*, *Verbascum songaricum*, *Euphorbia pachyrhisa*, *Rheum* sp. и др. Второе — патриниево-луковое на том же склоне на высоте 1400 м над ур. м. — по составу сходно с первым. Большее участие в сложении фитоценоза принимает *Patrinia intermedia* (cop_1), встречаются также *Festuca valesiaca*, *Centaurea ruthenica*.

На склоне западной экспозиции на этой же высоте *Allium galanthum* мало обилен в полынно-типчаковом сообществе, доминантами которого являются *Festuca valesiaca* (cop_2, 10—15%), *Artemisia transiliensis* (cop_2, 10%), *Stipa lessingiana* (cop_1, 10%), *Galium verum* (cop_1, 10%), *Carex* sp. (sp, 3%), *Thymus marschallianus* (cop_1, 5—8%), а также присутствуют *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica* и некоторые другие виды.

Таким образом, *Allium galanthum* — юго-центрально-восточноказахстанско-джунгарский пустынно-степной эврипетрофитный вид — на юго-западе своего ареала образует серийные (петрофитноразнотравно-, кустарничково-полынно-, кустарниково-луковые, часто монодоминантные) длительно существующие сообщества, которые являются характерным и своеобразным элементом растительности крупного низкогорного массива Анархай в северо-восточной части Чу-Илийских гор.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник Алма-Атинской области. (1961). Л., Гидрометеоиздат. — Ботбаева М. М. (1971). Растительность Кетмень-Тюбинской котловины. Фрунзе, Изд. АН КиргССР. — Исаков К. (1959). Растительность бассейна реки Чон-Кемин. Фрунзе, Изд. АН КиргССР. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Кубанская З. В. (1956). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бетпак-Далы. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Попов М. Г. (1940). Флора Алма-Атинского государственного заповедника. Алма-Ата, Казгосиздат. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3. Геоботаника, 17. М.; Л., Наука. — Растения Центральной Азии (1977). 7. Л., Наука. — Рубцов Н. И. (1948). Растительный покров Джунгарского Алатау. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Рубцов Н. И., Кубанская З. В. (1949). Флора

пустыни Бетпак-Дала. Изв. АН КазССР, сер. бот., 52, 3. — Флора Казахстана. (1958). 2. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Флора СССР. (1935). 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Walter H. (1955). Die Klimagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskündliche und landwirtschaftliche Zwecke. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 68, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 II 1982.

SUMMARY

The north-eastern part of the Chu-Ilyisk Mountains is abundant with the peculiar plant communities dominated by *Allium galanthum*. This desert-steppe species is characterized as petrophyte that forms serial communities. These plant communities are confined to the stony habitats on the rocks of different litological composition. The vegetational cover in the region of mass distribution of *A. galanthum* is characterized and these interesting plant communities are described.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.37 : 582.675

Н. Д. Агапова, Е. А. Земскова

ИССЛЕДОВАНИЕ КАРИОТИПА *RANUNCULUS POLYANTHEMOS* (*RANUNCULACEAE*)

N. D. AGAPOVA, E. A. ZEMSKOVA. KARYOTYPE INVESTIGATION OF *RANUNCULUS POLYANTHEMOS* (*RANUNCULACEAE*)

В результате изучения кариотипа *Ranunculus polyanthemos* с территории европейской части СССР, Предкавказья и Армянской ССР (всего из 7 пунктов) во всех образцах установлено диплоидное число 2n=16. В одном образце из Армении имеются В-хромосомы. В хромосомном наборе обнаружены две пары спутничных хромосом — акроцентрическая и телоцентрическая, обе с маленьким точечным спутником. Отмечается сходство кариотипа этого вида, в частности по данному признаку, с кариотипом близкого вида *R. nemorosus*, ранее изученным одним из авторов (Агапова, 1981).

Ranunculus polyanthemos является одним из широко распространенных в Европе полиморфных видов. Первые определения числа хромосом у этого вида относятся еще к 30-м годам (Tischler, 1934; Rohweder, 1937) — 2n=16. Такое же число преимущественно указано и в более поздней литературе. Оно установлено для растений с территории Венгрии — Pólya, 1949; Bakšay, 1956; Чехословакии — M. Váchova (Májosky et al., 1970, 1978), а также и другими (Holub et al., 1972; Ferakova, 1972); Польши — Kleczowska (Skalinska et al., 1961); ФРГ — Reese, 1953; Болгарии — Коева-Тодоровска, Ненова, 1976/1977; СССР — Александрова, 1967; Карташова и др., 1974; Ростовцева, 1976. В упомянутых работах советских исследователей число хромосом определено для растений с территории Кавказа и Сибири.

Полиплоидное число 2n=32 сообщается только в единственной работе (Sorsa, 1962), где исследовали материал с территории Финляндии. Таким образом, из литературных данных следует, что основное число у *R. polyanthemos*, по-видимому, x=8.

Имеются, правда, два указания на иные, чем 2n = 16, диплоидные числа у этого вида. Одно из них — 2n = 14 — определил L. Felföldy (1947) для двух форм *R. polyanthemos* — *latifolius* Wallr. и *villosus* Beck. Однако рисунки, сделанные с микротомных препаратов, очень плохие и не дают уверенности в правильности подсчета числа. Кроме того, есть основания сомневаться в достоверности материала, полученного из ботанического сада. Другое число — 2n = 18, которое приводит J. Lungeanu (1972) для материала с территории Румынии, вероятнее всего, объясняется наличием В-хромосом, которые иногда встречаются у этого вида. Так, H. Andersson (1958) при исследовании *R. polyanthemos* с территории Швеции обнаружил в соматических наборах двух растений с 10-лепестковыми цветками 6 и 9 В-хромосом, морфологически близких В-хромосомам, найденным O. Langlet (1927) у *R. acris* L. У всех остальных изученных Andersson растений с нормальным числом лепестков, в том числе у растений, выращенных из семян, в наборах встречалось от 0 до 4 В-хромосом.

В-хромосомы у *R. polyanthemos* изучал также T. Böcher (1958). Он обнаружил их в числе от 2 до 10. По мнению этого исследователя, В-хромосомы *R. polyanthemos* — эухроматиновые и могли возникнуть в результате соматического

нерасхождения или фрагментации. Изучив мейоз, Böcher (1958) пришел к выводу о наличии структурных изменений (наиболее вероятно, инверсий), вызывающих неправильности мейоза. По его мнению, *R. polyanthemos* — пример диплоидного вида, у которого полиморфизм сопровождается структурной гибридностью и присутствием дополнительных хромосом.

При изучении хромосомных чисел растений Сибири кариотип *R. polyanthemos* с 2n = 16+1—6B был обнаружен (Карташова и др., 1974) у образцов из окрестностей г. Томска, на окраине сухого соснового бора. Авторы отмечают корреляцию между кариотипом с B-хромосомами и особыми экологическими условиями — более сухим местообитанием. Хромосомные наборы без B-хромосом наблюдались у растений, произрастающих на лесных полянах, вдоль дорог, в условиях достаточного увлажнения. Основываясь на этих данных, Л. А. Малахова (1978) полагает, что у *R. polyanthemos* B-хромосомы встречаются в условиях, крайне неблагоприятных для существования популяции.

Знакомство с литературой по кариологии *R. polyanthemos* показало, что в основном исследователи ограничивались определением числа хромосом; ни в одной работе нет ни описания кариотипа, ни хорошего рисунка, дающего представление о морфологии хромосом. Несмотря на то, что в статьях Andersson (1958) и Böcher (1958) имеются микрофотографии и рисунки, а Böcher еще и отмечает, что в наборе видны 2 спутника, рассмотреть отдельные хромосомы на этих иллюстрациях невозможно. В работе Коевой-Тодоровской и Неновой (1976/1977) есть рисунок метафазной пластинки и идиограмма, но спутничные хромосомы не выявлены.

Материал и методика

Задачей нашего исследования было определение числа хромосом и изучение кариотипа *R. polyanthemos* из разных географически удаленных друг от друга точек ареала. Был изучен материал из следующих пунктов: РСФСР: 1) Ленинградская обл., Подпорожский р-н, с. Заяцкое, 15 VIII 1972, Н. Агапова, посевной № 544; 2) Воронежская обл., окр. Новохоперска, V 1980, Л. Аверьянов, посевной № 574; УССР: 3) Крымская обл., Бахчисарайский р-н, Скалистое, 28 V 1977, Н. Агапова, Л. Вахтина, посевной № 540; 4) Львовская обл., окр. Ужгорода, Сторожницы, 15 VI 1971, Н. Агапова, посевной № 305. МССР: 5) Бульбокский р-н, Бульбоки, 15 VI 1971, Н. Агапова, посевной № 300; РСФСР: 6) Ставропольский край, Пятигорск, Лермонтовский разъезд при подъеме на гору Машук, 21 V 1978, Л. Вахтина, посевной № 537; АрмССР: 7) Ноемберянский р-н, окр. с. Кохб, 1 VI 1980, Н. Агапова, посевной № 598а.

Методика кариологического исследования подробно сообщалась ранее (Агапова, 1981), однако классы хромосом приняты в соответствии с предложенными нами (Агапова, Гриф, 1982) уточнениями: метацентрические хромосомы с центромерным индексом — I^c=50.0—37.5, субметацентрические — I^c=37.4—25.0, субакроцентрические — I^c=24.9—12.5, акроцентрические — I^c=12.4—0. Телоцентрические хромосомы — хромосомы с очень маленьким плечом, которое иногда меньше диаметра одной хроматиды, измерить его достоверно невозможно.

Результаты и обсуждение

Во всех 7 образцах установлено одно и то же диплоидное число 2n=16, за исключением образца из Армении (посевной № 598а), в хромосомном наборе которого обнаружены 3 B-хромосомы, значительно отличающиеся по величине от хромосом набора (рис. 1).

Характеристика хромосомных наборов 7 изученных образцов представлена в таблице и на рис. 2. В каждом наборе имеются три пары (I—III) симметричных хромосом и пять пар (IV—VIII) асимметричных. I пара — метацентрическая, II и III — менее симметричные метацентрики или субметацентрики (II пара — субметацентрическая в обр. №№ 540 и 300, III пара — в образцах №№ 540 и 537). IV, VI и VIII пары — субакроцентрические. V пара — более асимметричная: она или субакроцентрическая (в обр. №№ 574 и 300) с мень-

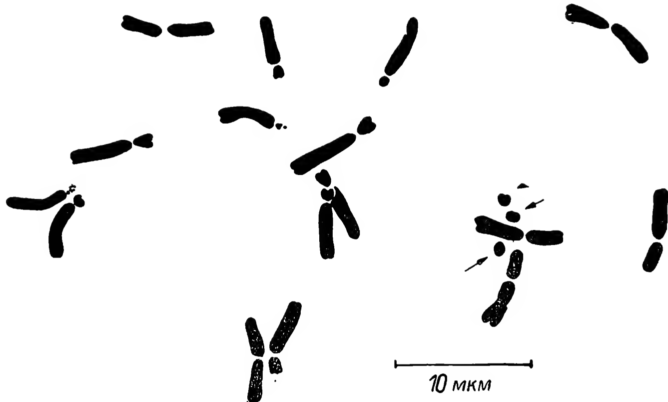


Рис. 1. Метафазная пластинка (2n=16+3 B) *Ranunculus polyanthemos*.
Образец: Армянская ССР, Кохб. *Стрелками* показаны 3 B-хромосомы.

шим значением центромерного индекса, или акроцентрическая (в остальных образцах); имеет спутник. Спутничной является также наиболее асимметричная VII пара, относящаяся к классу телоцентрических хромосом.

Таким образом, для кариотипа *R. polyanthemos* характерно присутствие в диплоидном наборе двух пар спутничных хромосом — акроцентрической и телоцентрической — с маленьким точечным спутником. Сходный по этому признаку кариотип обнаружен нами ранее (Агапова, 1981) у близкого вида *R. nemorosus* DC.

В некоторых пластинках встречались ассоциации спутничных хромосом, обычно из 2—3 хромосом (рис. 3). У лютиковых это явление наблюдала Малахова (1979) в одной сибирской популяции *Aconitum excelsum* L. Цитируя А. А. Прокофьеву-Бельговскую (1966), Малахова подчеркивает, что «ассоциа-

Сравнительная характеристика хромосом (в пересчете на гаплоидный набор) семи образцов *Ranunculus polyanthemos*

Хромосомные пары	Изученный образец, местонахождение (посевные номера)						
	Заяцкое, № 544	Новохоперск, № 574	Скалистое, № 540	Сторожницы, № 305	Бульбоки, № 300	Пятигорск, № 537	Кохб, № 598a
I	3.25+2.53= =5.78 43.77	2.36+2.29= =4.65 49.24	2.92+2.86= =5.78 49.48	4.16+4.03= =8.19 49.20	2.79+2.79= =5.58 50.00	4.09+3.51= =7.60 46.18	3.50+2.90= =6.40 40.53
II	3.12+2.40= =5.52 43.47	2.83+1.75= =4.58 38.20	3.57+2.08= =5.65 36.81	4.55+2.86= =7.41 38.59	3.31+1.75= =5.06 34.58	4.16+3.05= =7.21 42.30	3.10+2.83= =5.93 47.64
III	3.05+2.01= =5.06 39.72	2.43+1.62= =4.05 40.00	3.51+1.82= =5.33 34.14	3.96+2.60= =6.56 39.63	2.73+1.95= =4.68 41.66	4.09+2.40= =6.49 36.97	3.37+2.09= =5.46 38.27
IV	4.55+1.30= =5.85 22.22	3.44+1.14= =4.58 24.88	4.16+1.10= =5.26 20.91	5.20+1.56= =6.76 23.07	3.44+1.04= =4.48 23.21	4.61+1.30= =5.91 21.99	4.59+1.35= =5.94 22.72
Vs	5.20+0.52= =5.72 9.09	3.24+0.54= =3.78 14.28	4.03+0.52= =4.55 11.42	5.65+0.52= =6.17 8.42	3.70+0.71= =4.41 16.09	4.81+0.58= =5.39 10.76	4.25+0.60= =4.85 12.37
VI	3.83+1.17= =5.00 23.40	2.69+0.80= =3.49 22.92	3.77+0.87= =4.64 18.75	4.48+1.43= =5.91 24.19	3.44+0.78= =4.22 18.48	4.48+1.36= =5.84 23.28	3.91+1.14= =5.05 22.57
VIIs	4.42+ =4.42 t	3.24+ =3.24 t	4.61+ =4.61 t	5.59+ =5.59 t	3.51+ =3.51 t	4.81+ =4.81 t	4.11+ =4.11 t
VIII	3.44+0.91= =4.35 20.91	2.70+0.60= =3.30 18.18	3.44+1.04= =4.48 23.21	4.22+1.04= =5.26 19.77	2.86+0.84= =3.70 22.70	4.22+1.04= =5.26 19.77	3.57+0.81= =4.38 18.49 I B-хромосома = 0.84 мкм

Примечание. У всех хромосомных пар цифры в первой строке — длина хромосом, во второй — центромерный индекс; t — телоцентрическая хромосома, S — хромосомы со спутником.

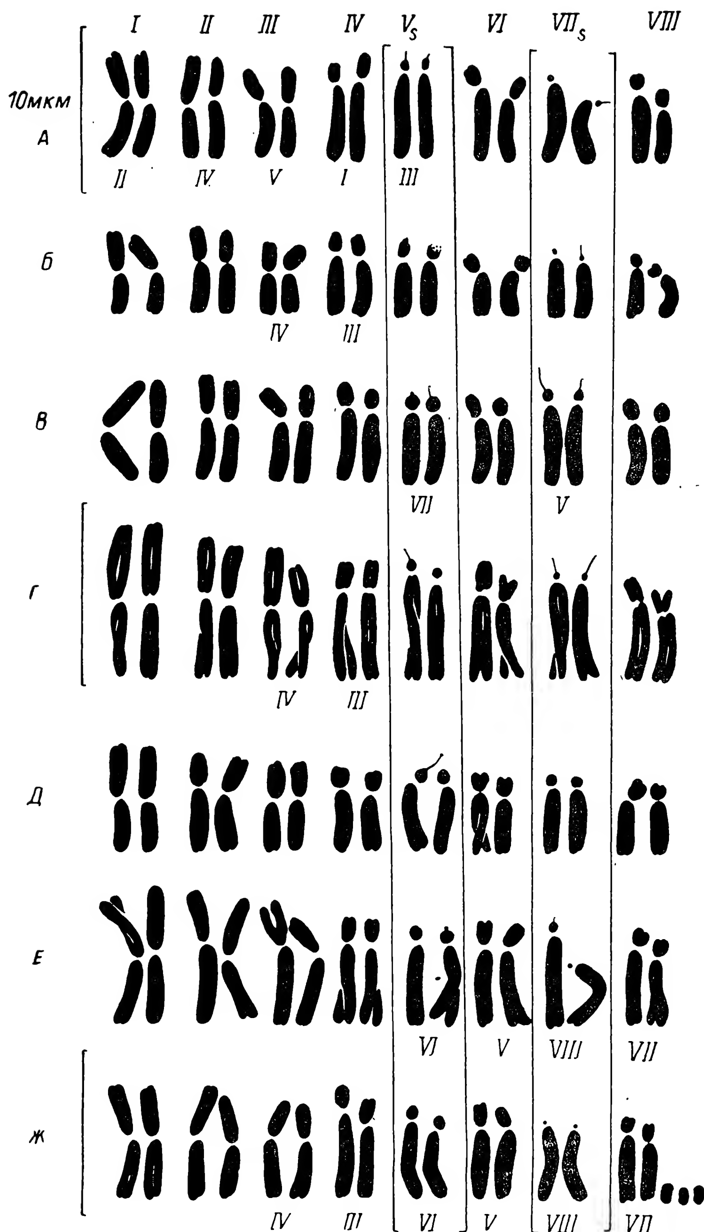


Рис. 2. Хромосомные наборы семи изученных образцов *Ranunculus polyanthemos*.

А — Заяцкое, *Б* — Новохоперск, *В* — Скалистое, *Г* — Сторожницы, *Д* — Бульбоки, *Е* — Пятигорск, *Ж* — Кохб. *Римские цифры сверху* — номера хромосомных пар (условно), *S* — спутничные пары. *Римские цифры под некоторыми хромосомными парами* показывают их место в данном наборе по длине.

ция спутничных хромосом — тонкий индикатор общего состояния хромосомного набора». Исследование ассоциаций спутничных хромосом человека (Прокофьева-Бельговская, 1966 : 176) показало, что они свидетельствуют об активности организаторов ядрышка. Пониженная частота ассоциаций на ранних стадиях развития и при старении отражает уменьшение активности ядрышковых организаторов. У растений специальные исследования ассоциаций спутничных хромосом нам неизвестны. Малахова (1979) связывает их наличие в одной популяции *Aconitum excelsum* с экологическими условиями, с характером ценоза, однако такой вывод представляется нам маловероятным. Вряд ли внутриклеточное явление функционального характера находится в прямой зависимости от внешних условий.



Рис. 3. Пример ассоциации спутничных хромосом (Сторожницы) *Ranunculus polyanthemos.*

Указанный в таблице и на рис. 2 порядок расположения по величине хромосомных пар в какой-то мере условен, так как различия между соседними парами по величине незначительны и их место в наборе по относительной длине меняется за счет разной степени сокращения. Колебания в степени сокращения хромосом значительны даже для одного растения. Обращает на себя внимание бо́льшая по сравнению с другими образцами длина всех хромосом набора у растений из Сторожниц и из Пятигорска. Возникает вопрос, можно ли отнести эти различия только за счет разной степени спирализации, или они связаны с изменчивостью количества ДНК внутри вида?

При сравнении хромосомных наборов 7 образцов (рис. 2) видно, что у каждой из двух имеющихся спутничных пар (V и VII) имеются различия в величине короткого плеча (внутри каждого образца эти величины довольно стабильны). Так, у V акроцентрической спутничной пары самые маленькие короткие плечи наблюдаются в образце из Сторожниц (рис. 2, *Г*) и в образце из Заяцкого (рис. 2, *А*). У VII спутничной телоцентрической пары минимальные размеры плеча (меньше диаметра одной хроматиды) — у образцов из Заяцкого, Новохоперска, Сторожниц и Кохба (рис. 2, *А*, *Б*, *Г*, *Ж*). В образцах из Крыма и Молдавии (рис. 2, *В*, *Д*) короткое плечо больше и хромосома приближается к акроцентрическому типу.

Еще в 30-е годы L. Larter (1932) особое внимание уделил сравнительной морфологии спутничных хромосом у разных видов лютиков. Позднее M. Kurita (1957a, b, 1958, 1959, 1960, 1961, 1964, 1966) выполнил серию исследований по сравнительной кариологии видов рода *Ranunculus*, что позволило ему выделить 4 основных типа спутничных хромосом, встречающихся в хромосомных наборах лютиков. Один из наиболее часто встречающихся типов — тип А. К нему относится V акроцентрическая спутничная пара в наборе *R. polyanthemos.* Тип А характерен для всех лютиков с основным числом $x=7$, однако встречается и у видов с $x=8$. Кариотипы лютиков с основным числом $x=8$, как правило, характеризуются разнообразными типами спутничных хромосом. VII телоцентрическая спутничная пара не имеет аналога среди четырех описанных Kurita типов.

В результате проведенного исследования установлено следующее:

1) Все 7 образцов ***R.*** *polyanthemos* из разных точек ареала оказались диплоидными с $2n=16$.

2) В одном образце из Армении обнаружены В-хромосомы. Растение с В-хромосомами собрано в буково-грабовом лесу, в условиях достаточного увлажнения. Факт наличия В-хромосом в этом случае вряд ли можно связать с неблагоприятными условиями произрастания (Карташова и др., 1974; Малахова, 1978).

3) Кариотип *R. polyanthemos* имеет общие черты у всех изученных образцов из семи пунктов ареала вида.

4) Наблюдается внутривидовая кариотипическая изменчивость, которая выражается у двух образцов в заметных различиях длины хромосом, в различиях по степени асимметрии у отдельных пар или у некоторых гомологов, а особенно — в изменчивости величины короткого плеча у каждой из двух спутничных пар. Различия эти в некоторой степени могут быть обусловлены разной степенью спирализации, но главным образом, по-видимому, перестройками.

5) Не обнаружено изменчивости размеров спутников — во всех образцах у обеих спутничных пар спутники очень маленькие, точечного типа или деспирализованы в виде нити.

6) Используя деление подрода *Ranunculus*, сделанное P. Davis (1960, 1965) для восточных видов, D. Goepfert (1974) включает в серию *Praemorsi*, объединяющую виды с коротким корневищем, следующие европейские виды: ***R.*** *polyanthemos*, ***R.*** *nemorosus*, *R. repens* L., ***R.*** *bulbosus* L. Результаты данного и преж-

него (Агапова, 1981) исследований показывают близость *R. polyanthemos* и *R. nemorosus* по наличию в наборе двух пар спутничных хромосом — акроцентрической и телоцентрической.

ЛИТЕРАТУРА

А г а п о в а Н. Д. (1981). Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР. Бот. ж., 66, 4. — А г а п о в а Н. Д., Г р и ф В. Г. (1982). О хромосомной терминологии. Бот. ж., 67, 9. — А л е к с а н д р о в а Т. В. (1967). Кариогеографическая характеристика некоторых кавказских видов рода *Ranunculus* L. Бот. ж., 52, 1. — К а р т а ш о в а Н. Н., М а л а х о в а Л. А., К о з л о в а А. А., Д у б р о в а Н. А. (1974). Числа хромосом у ряда полезных растений из природных популяций флоры Приобья. В кн.: Биология и биофизика. Материалы итог. науч. конф. Томск. — К а р т а ш о в а Н. Н., М а л а х о в а Л. А., К о з л о в а А. А. (1974). Изучение хромосом представителей флоры Приобья. I. Число хромосом некоторых видов растений Томской области. Науч. докл. высшей школы, биол. науки, 4. — К о е в а - Т о д о р о в с к а И., Н е н о в а И. (1976/1977). Кариологично проучване на някои видове от сем. *Ranunculaceae*, растящи в България. Год. Соф. унив. «Климент Охридски», биол. фак., кн. 2 бот., 70. — М а л а х о в а Л. А. (1978). Популяционная цитогенетика цветковых растений. В кн.: Итоги науки и техники, общая генетика, 3. Эволюционная и популяционная генетика. — М а л а х о в а Л. А. (1979). Полиморфизм спутничных хромосом борца высокого (*Aconitum excelsum*) в горных популяциях Западной Сибири. Цитология, 21, 9. — П о п о в а М. (1973). Цитотаксономично проучване в род *Ranunculus*. Изв. на Бот. инст. Бълг. АН, 24. — П р о к о ф ь е в а - Б е л ь г о в с к а я А. А. (1966). Природа ассоциации акроцентрических хромосом человека. Цитология, 8, 2. — Р о с т о в ц е в а Т. С. (1976). Хромосомные числа некоторых видов семейства *Ranunculaceae*. Бот. ж., 61, 8. — A n d e r s s o n H. (1958). Cytological and morphological observations in the genus *Ranunculus*. I. Bot. Not., 3, 1. — Bakšay L. (1956). Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungar., Ser. nov. 7. — B ö c h e r T. W. (1958). Chromosome studies in the *Ranunculus polyanthemos* complex. Bot. Tidsskr., 54, 2.— D a v i s P. H. (1960). Materials for a flora of Turkey, IV. *Ranunculaceae* II. Not. Roy. Bot. Garden, 23, 2. — D a v i s P. H. (1965). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. I. Edinb. Univ. Press. — F e l f ö l d y L. J. M. (1947). Chromosome numbers of certain Hungarian plants. Arch. Biol. Hungar., 17, ser. 2. — F e r a k o v a V. (1972). Bemerkungen zur Flora der Umgebung der Stadt Hlochovec in der Slowakei. III Ergänzungen. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot., 20.— G o e p f e r t D. (1974). Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot. Not., 127. — H o l u b J., M e s i c e k J., J a v u r k o v a E. V. (1972). Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (31—60). (Materials for a Flora ČSSR — 3). Folia Geob. Phyto. (Czech.), 7. — K a p o o r B. M., L ö v e A. (1970). Chromosomes of Rocky mountain *Ranunculus*. Caryologia, 23, 4. — K l e c z o w s k a A. (S k a l i n s k a M. et al.) (1961). Futher additions to chromosome numbers of Polish angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon., 30, 3—4. — K u r i t a M. (1957a). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. III. Karyotypes of the subtribe *Ranunculinae*. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 2. — K u r i t a M. (1957b). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. VII. Karyotypes of *Eranthis* and some other genera. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), 2. — K u r i t a M. (1958). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. X. Karyotypes and chromosome numbers of some genera. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 6. — K u r i t a M. (1959). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XIV. Karyotypes of several genera. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), 3, 2. — K u r i t a M. (1960). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XVII. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. B (Biol.), 4, 1. — K u r i t a M. (1961). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XVIII. Karyotypes of several species. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. B (Biol.), 4, 2. — K u r i t a M. (1964). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXII. Karyotypes and chromosome numbers of some species. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. B (Biol.), 5, 1.— K u r i t a M. (1966). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXIV. Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. B (Biol.), 5, 3.— L a n g l e t O. F. (1927). Beiträge zur Zytologie der Ranunculaceen. Svensk. Bot. Tidsskr., 21, 1. — L a r t e r L. N. H. (1932). Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. J. Gen., 26, 2.— L u n g e a n u J. (1972). In: IOPB chromosome number reports XXXVIII. Taxon, 21. — P ó l y a L. (1949). Chromosome numbers of some hungarian plants. I. Acta Geobot. Hungar., 6, 2. — R e e s e G. (1953). Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischen Gefässpflanzen II. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66, 1. — Rohweder H. (1937). Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Planta, 27, 4. — S o r s a V. (1962). Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten. I. Ann. Acad. Sci. Fennica, ser. A, IV. Biol., 58. — T i s c h l e r G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67. — V á c h o v á M. (M á j o v s k y J. et al.) (1970). Index of chromosome numbers of Slovakian Flora, Part 2. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae Bot., 18. — V á c h o v á M. (M á j o v s k y J. et al.) (1978). Index of chromosome numbers of Slovakian flora, Part 6. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot., 26.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 X 1981.

УДК 511.1 : 576.312.32/. : 582.34 (477)

И. С. Данилкив, Е. И. Высоцкая, Е. Н. Лесняк

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛИСТВЕННЫХ МХОВ (*MUSCI*) УКРАИНЫ

I. S. DANILKIV, E. I. VYSOTSKAYA, E. N. LESNIAK.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME MOSS SPECIES (*MUSCI*) FROM THE UKRAINE

Исследованы хромосомные числа у 18 таксонов лиственных мхов из УССР. Впервые установлены хромосомные числа у *Trichostomum viridulum* Bruch[1] (n=13), *Barbula rigidula* var. *glauca* (Ryan) Amann (n=13+1), *Tortula subulata* var. *subinermis* (B. S. G.) Wils. (n=24) и *Bryum lacustre* Bland. (n=11). Новые хромосомные расы найдены у видов *Atrichum tenellum* (Roehl.) B. S. G. (n=7), *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. (n=7), *Tortula subulata* Hedw. (n=12) и *Campylium polygamum* (B. S. G.) J. Lange et C. Jens. (n=22). Для остальных десяти видов приведены числа хромосом у растений из новых местонахождений.

В настоящее время бриофлора УССР исследована достаточно хорошо, и числа хромосом известны почти у половины описанных видов, причем данные часто получены на растениях из многих местонахождений. В настоящей работе список исследованных видов дополнен еще 18 таксонами.

Материал для кариологических исследований собран авторами в 1976—1980 гг. в Закарпатской, Ивано-Франковской, Львовской, Тернопольской и Хмельницкой областях УССР. Хромосомные числа подсчитаны на временных ацетокарминовых препаратах материнских клеток спор, приготовленных по ранее описанной методике (Лазаренко и др., 1971). Фотоматериалы и гербарные образцы исследованных видов хранятся в отделе экспериментальной морфологии растений Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Данные о хромосомных числах публикуемых видов сведены в таблицу, в которой указываются также географическое местонахождение исследованных растений, гербарный номер и хромосомные числа рассматриваемых видов по литературным данным.

У *Andreaea rupestris* хромосомное число установлено впервые (n=11; см. рисунок, *1*). Биваленты метафазных пластинок расходятся асинхронно, что усложняет подсчет хромосом. Таксоны рода *Andreaea* Hedw. кариологически изучены очень слабо — хромосомные числа установлены только для трех видов (*Andreaea rupestris*, n=10, Khanna, 1964; *A. rothii* Web. et Mohr, n=10, Anderson, Bryan, 1958; n=11, Smith, Newton, 1968; *A. australis* F. Muell, n=10, Newton, 1980), причем определения сделаны на единичных образцах и поэтому выводы о внутривидовой анеуплоидии и основном числе группы преждевременны.

Сем. *Polytrichaceae* отличается стабильностью хромосомных чисел по сравнению с другими группами мохообразных; все кариологически изученные виды имеют хромосомные числа 7 или кратные ему, а анеуплоидные формы не обнаружены. Полиплоиды найдены в родах *Atrichum* P. Beauv., *Pogonatum* P. Beauv. и *Polytrichum* Hedw., в остальных родах (*Oligotrichum* Lam. et DC., *Psilopilum* Brid., *Lyellia* R. Brown. и *Bartramiopsis* Kindb.) виды известны только в гаплоидном состоянии. У *Atrichum tenellum* впервые найдено гаплоидное число n=7, считающееся основным у всех родов сем. *Polytrichaceae*. Внутривидовой ряд этого таксона состоит из двух членов n=7 и n=14 (см. таблицу и рисунок, *2*).

Гаплоидное число n=7 (см. рисунок, *3*), установленное у *Dicranella heteromalla*, — первое нахождение анцестральной расы в роде *Dicranella* (C. Müll.) Schimp. Таким образом, основное число рода не x=13, 14 и 15, как предполагалось ранее (Лазаренко и др., 1971), а x=7. Семихромосомные расы сохранились также в родах *Kiaeria* Hag., *Dicranum* Hedw. и *Orthodicranum* (B. S. G.)

[1] Латинские названия видов приводятся по «Определителю листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи» Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970), монографии «Мохоподібні Українських Карпат» Д. К. Зерова и Л. Я. Партыки (Зеров, Партика, 1975) и монографической обработке сем. *Mniaceae* «Generic revision of *Mniaceae* Mitt. (*Bryophyta*)» (Koponen, 1968).

Числа хромосом некоторых видов лиственных мхов УССР

Вид, местонахождение, № образца	n	Литературные данные
Andreaea rupestris Hedw. (см. рисунок, *1*), Ивано-Франковская обл., хребет Черногора, полонина Пожижевская, 135.76	11	n=10 (Khanna, 1964)
Atrichum tenellum (Roehl.) B. S. G. (см. рисунок, *2*), Львовская обл., Пустомытовский р-н, с. Деревач, 1282.80; 1283.80	7	n=14 (Vaarama, 1953; Высоцкая, 1967; Лазаренко и др., 1971)
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp. (см. рисунок, *3*), Закарпатская обл., окр. г. Рахова, 1317.80; Раховский р-н, с. Деловое, 757.80; Львовская обл., Пустомытовский р-н, с. Липники, 1291.80	7	n=13 (Yano, 1954; Khanna, 1960; Лазаренко, Высоцкая, 1965; Smith, Newton, 1966; Высоцкая, 1967; Ireland, 1967; Лазаренко и др., 1971; Bryan, 1973); n=13+2—3 (Khanna, 1964); n=14 (Inoue, 1965; Данилків, 1978, 1981)
Anisothecium rufescens (Sm.) Lindb. (см. рисунок, *4*), Львовская обл., Пустомытовский р-н; с. Липники, 449.79, с. Деревач, 1731.81	14	n=10 (Anderson, Bryan, 1958); n=14 (Smith, Newton, 1968)
Trichostomum viridulum Bruch (см. рисунок, *5*), Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Деловое, 745.80	13	—
Barbula vinealis Brid. (см. рисунок, *6*), Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Вильховата, 772.80, 786.80	13	n=13 (Данилків, Лесняк, 1980); n=14 (Steere, 1954; Steere et al., 1954; Ireland, 1967)
B. rigidula (Hedw.) Milde (см. рисунок, *7*), Закарпатская обл., Раховский р-н, окр. г. Рахова, 706.80, 729,80; с. Вильховата, 739.80, 758.80; с. Деловое, 742.80; Львовская обл., окр. г. Львова, 794.80, 735.80	13	n=12 (Smith, Newton, 1968); n=13 (Лазаренко и др., 1968; Kumar, 1973; Данилків, 1978)
B. rigidula var. *glauca* (Ryan) Amann (см. рисунок, *8*), Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Деловое, 742.80	13+1	—
Tortula subulata Hedw. (см. рисунок, *9*) Тернопольская обл., окр. г. Гусятина, 125.79	12	n=14 (Smith, Newton, 1968); n=14 (Лазаренко и др., 1970); n=26 (Smith, Newton, 1968); n=48 (Высоцкая, 1967; Высоцька, 1970; Лазаренко и др., 1971); n=48+1 (Steere et al., 1954); n=60 (Holmen, 1958)
T. subulata var. *subinermis* (B. S. G.) Wils. (см. рисунок, *10*), Львовская обл., Перемышлянский р-н, с. Погорилцы, 538.80	24	—
Schistidium confertum (Funck) B. S. G. (см. рисунок, *11*), Львовская обл., окр. г. Львова, 756.80, 757.80	13	n=13 (Лазаренко, Лесняк, 1966; Smith, Newton, 1967; Высоцкая, Фетисова, 1969; Лазаренко и др., 1971); n=26 (Высоцкая, 1967; Лазаренко и др., 1971; Висоцька, Данилків, 1973); n=26+1 (Лазаренко и др., 1971)
Pohlia elongata Hedw. (см. рисунок, *12*), Тернопольская обл., Борщовский р-н, с. Межгорье, 555.80	11	n=11 (Pande, Chopra, 1958; Smith, Newton, 1967; Данилків, 1978; Inoue, 1979).
Bryum lacustre Bland. (см. рисунок, *13*), Тернопольская обл., Борщовский р-н, с. Межгорье, 503.80, 571.80, 577.80	11	—
Plagiomnium affine (Funck) T. Kop. (см. рисунок, *14*), Ивано-Франковская обл., окр. г. Галича, 393.77; Львовская обл., окр. г. Борислава, 693.80, 696.80; Перемышлянский р-н, с. Глебовичи, 697.80	6	n=6 (Lowry, 1948; Holmen, 1958; Wigh, 1972; Inoue, 1974)

Вид, местонахождение, № образца	n	Литературные данные
Cratoneurum filicinum (Hedw.) Spruce (см. рисунок, *15а*), Львовская обл., окр. г. Борислава, 509.80; Хмельницкая обл., Городокский р-н, с. Сатанов, 627.80, 632.80, 633.80	10	n=10 (Smith, Newton, 1968; Ramsay, 1969; Висоцька, 1981); n=11 (Высоцкая, 1967; Лазаренко и др., 1971)
C. filicinum (Hedw.) Spruce (см. рисунок, *15б*), Львовская обл., окр. г. Борислава, 505.80	20	n=20 (Лазаренко и др., 1971); n=30 (Smith, Newton, 1968)
Amblystegium riparium (Hedw.) B. S. G. (см. рисунок, *16*), Львовская обл., окр. г. Борислава, 516.80	21	n=10 (Yano, 1953, цит. по: Лазаренко и др., 1971); n=20 (Smith, Newton, 1968); n=21 (Данилків, 1976); n=24 (Marchal, 1912; Бачурина, Солоніна, 1972); n=36 (Лазаренко, Высоцкая, 1965; Лазаренко и др., 1971); n=40 (Высоцкая, 1967; Лазаренко и др., 1971; Inoue, 1979)
Campylium polygamum (B. S. G.) J. Lange et C. Jens. (см. рисунок, *17*), Тернопольская обл., Городокский р-н, с. Сатанов, 614.80	22	n=11 (Smith, Newton, 1968; Данилків, 1976; Newton, 1980)
Plagiothecium nemorale (Mitt.) Jaeg. (см. рисунок, *18*), Львовская обл., Сколевский р-н, с. Тухля, 226.79	11	n=10 (Yano, 1957)

Loeske, основная же часть видового состава сем. *Dicranaceae* формировала свои кариотипы на диплоидном уровне.

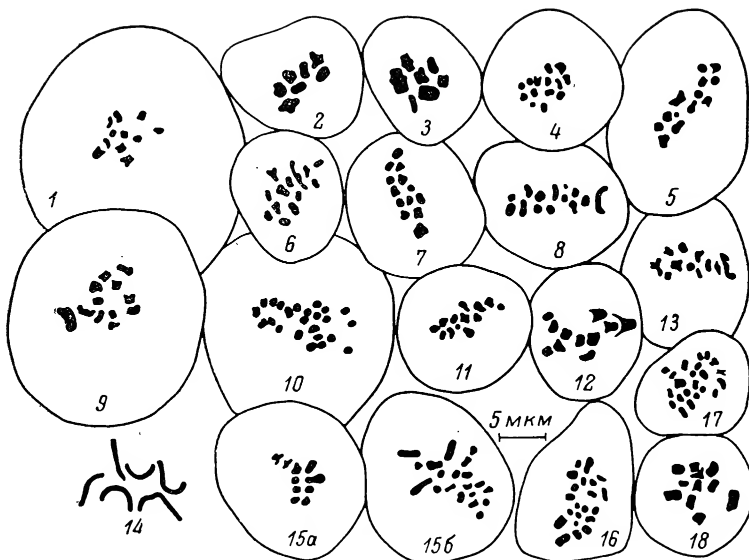
В сем. *Pottiaceae* открыт больший, чем в других группах лиственных мхов, размах изменчивости хромосомных чисел — от n=6+1 у *Tortula papillosa* Wils. (Ramsay, 1974) до 66 у *T. muralis* Hedw. (Vaarama, 1953). Нахождение самых низких для порядка *Pottiales* хромосомных чисел у *Tortula papillosa* Wils. (n=6+1; Ramsay, 1974) и *T. robusta* Hook. et Grev. (n=7; Newton, 1972) дало возможность установить основное хромосомное число (x=6—7) для рода *Tortula* и, по-видимому, для всего сем. *Pottiaceae*. Однако большое число исследованных видов в роде *Tortula* не дало точных значений чисел хромосом не только у форм высших уровней плоидности, что связано с особенностями метафазных пластинок, составленных из округлых и округло-квадратных бивалентов, где трудно отличить биваленты от унивалентов, но и для форм диплоидного уровня. Это иллюстрируют и представленные здесь данные о хромосомных числах у *Tortula subulata* (см. таблицу и рисунок, *9*, *10*).

В роде *Barbula* Hedw. (x=13), к которому принадлежат исследованные нами виды *B. vinealis*, *B. rigidula* и *B. rigidula* var. *glauca* (см. рисунок, *6—8*), анеуплоидия выражается в основном наличием микрохромосом в отдельных популяциях вида.

Впервые установлено число хромосом для *Bryum lacustre* (n=11, см. рисунок, *13*), соответствующее одному из двух основных чисел (x=10, 11) сем. *Bryaceae*, а числа хромосом у полиплоидных форм (n=20, 22, 30, 33, 40, 50), особенно многочисленных у представителей родов *Bryum* Hedw. и *Pohlia* Hedw., являются кратными этим числам.

Сем. *Mniaceae* — одно из наиболее кариологически изученных среди мохообразных. Основными хромосомными числами его родов являются x=6 и x=7. У *Plagiomnium affine* установлено гаплоидное число n=6 (см. рисунок, *14*), являющееся одним из основных чисел рода *Plagiomnium* T. Kop. (x=6, 7; Лазаренко и др., 1971), известных из других местонахождений (см. таблицу).

Разнообразие хромосомных чисел, отмеченное в сем. *Amblystegiaceae*, сводится к двум основным числам x=10 и x=11, однако их действительное значение для каждого рода еще нуждается в уточнении. В родах *Amblystegium* B. S. G., *Cratoneurum* (Sull.) Spruce и *Campylium* (Sull.) Mitt. значительно распространена полиплоидия, а приведенные здесь виды *Cratoneurum filicinum*,



Метафазные пластинки лиственных мхов.

1 — *Andreaea rupestris* (n=11), *2* — *Atrichum tenellum* (n=7), *3* — *Dicranella heteromalla* (n=7), *4* — *Anisothecium rufescens* (n=14), *5* — *Trichostomum viridulum* (n=13), *6* — *Barbula vinealis* (n=13), *7* — *B. rigidula* (n=13), *8* — *B. rigidula* var. *glauca* (n=13+1), *9* — *Tortula subulata* (n=12), *10* — *T. subulata* var. *subinermis* (n=24), *11* — *Schistidium confertum* (n=13), *12* — *Pohlia elongata* (n=11), *13* — *Bryum lacustre* (n=11), *14* — *Plagiomnium affine* (n=6), *15а* — *Cratoneurum filicinum* (n=10), *15б* — *C. filicinum* (n=20), *16* — *Amblystegium riparium* (n=21), *17* — *Campylium polygamum* (n=22), *18* — *Plagiothecium nemorale* (n=11).

Amblystegium riparium, *Campylium polygamum* образуют внутривидовые полиплоидные ряды (см. таблицу).

У *Plagiothecium nemorale* впервые установлено хромосомное число n=11 (см. рисунок, *18*). Роду *Plagiothecium* B. S. G. свойственны два основных числа x=10 и x=11. Кариологические исследования таксонов сем. *Plagiotheciaceae* незначительны и охватывают менее 1% от 240 известных в нем видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бачурина Г. Ф., Солоніна О. Ф. (1972). До каріологічного вивчення мохів СРСР (хромосомні числа деяких видів мохів з Тюменського Примор''я). Укр. бот. ж., 29, 3. — Высоцкая Е. И. (1967). Обзор хромосомных чисел лиственных мхов УССР. Цитология и генетика, 1, 4. — Висоцька О. І. (1970). Хромосомні числа листяних мохів Кавказу. Укр. бот. ж., 27, 2. — Висоцька О. І. (1981). Результати каріологічного аналізу листяних мохів (Musci) Півдня України. Укр. бот. ж., 38, 3. — Висоцька О. І., Данилків І. С. (1973). Хромосоми деяких видів листяних мохів Литви. Укр. бот. ж., 30, 3. — Высоцкая Е. И., Фетисова Л. Н. (1969). Числа хромосом лиственных мхов Латвии. Цитология и генетика, 3, 5. — Данилків І. С. (1976). Нові дані про хромосомні числа листяних мохів Литви. Укр. бот. ж., 33, 5. — Данилків І. С. (1978). Хромосомні числа листяних мохів Прибалтики. Укр. бот. ж., 35, 3. — Данилків І. С. (1981). Хромосомні числа листяних мохів Калінінградської області РРФСР. Укр. бот. ж., 38, 1. — Данилків І. С., Лесняк Є. М. (1980). Нові дані про хромосомні числа листяних мохів СРСР. Укр. бот. ж., 37, 1. — Зеров Д. К., Партика Л. Я. (1975). Мохоподібні Українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И. (1965). Материалы к познанию чисел хромосом у лиственных мхов Украины. В кн.: Цитология и генетика. Киев, Наукова думка. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н. (1971). Атлас хромосом лиственных мхов СССР. Киев, Наукова думка. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н., Маматкулов У. К. (1968). Исследование хромосомных чисел у лиственных мхов Таджикистана. I. Бюл. МОИП, отд. биол., 73, 2. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н., Маматкулов У. К. (1970). Исследование хромосомных чисел у лиственных мхов Таджикистана. II. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 3. — Лазаренко А. С., Лесняк Є. М. (1966). Хромосомні числа у мохів з Казахстану і Таджикистану. ДАН УРСР, 3. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., Наука. — Anderson L. E., Bryan V. S. (1958). Chromosome numbers in mosses of eastern North America. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 74, 2. — Bryan V. S. (1973). Chromosome studies on mosses from Austria, Czechoslovakia and other

parts of Central Europe. Österr. Bot. Z., 121, 3/4. — H o l m e n K. (1958). Cytotaxonomical studies in some Danish mosses. Bot. Tidsskr., 54, 1. — I n o u e S. (1965). Karyological studies on mosses. III. Utilization of the regeneration for the karyological studies. Bot. Mag. (Tokyo), 78, 925. — I n o u e S. (1974). Chromosome studies in some Alaskan mosses. Misc. Bryol. Lichenol., 6, 10. — I n o u e S. (1979). A preliminary report on moss chromosome numbers. Misc. bryol. et lichenol., 8, 6. — I r e l a n d R. R. (1967). Chromosome studies on mosses from the state of Washington. II. Bryologist, 70, 3. — K h a n n a K. R. (1960). Cytological studies in some Himalayan mosses. Caryologia, 13, 3. — K h a n n a K. R. (1964). Cytology of some mosses from the Adirondack mountains. Bryologist, 67, 3. — K o p o n e n T. (1968). Generic revision of *Mniaceae* Mitt. (*Bryophyta*). Ann. Bot. Fennici, 5, 2. — K u m a r S. S. (1973). Cytological observations on some west Himalayan mosses. 4. Bot. Notis., 126, 4. — L o w r y R. J. (1948). A cytotaxonomic study of the genus *Mnium*. Mem. Torrey Bot. Club, 20, 2. — M a r c h a l E. (1912). Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 51. — N e w t o n M. E. (1972). Chromosome studies in some South Georgian bryophytes. Brit. Antarct. Surv. Bul., 30. — N e w t o n M. E. (1980). Chromosome studies in some Antarctic and sub-Antarctic bryophytes. Brit. Antarct. Surv. Bul., 50. — P a n d e a S. K., C h o p r a N. (1958). Cytological studies in Indian mosses. III. *Funaria calvescens* Schw., *Bryum cellulare* Hook., *B. ramosum* (Hook.) Mitt., *B. pseudo-pachytheca* C. Müll., *Pohlia elongata* Hedw. and *P. flexuosa* Hook. Proc. Nat. Inst. Sci. India, B., 24, 2. — R a m s a y H. P. (1969). Cytological studies on some mosses from the British Isles. Bot. J. Linn. Soc., 62, 1. — R a m s a y H. P. (1974). Cytological studies of Australian mosses. Austral. J. Bot., 22. — S m i t h A. J. E., N e w t o n M. E. (1966). Chromosome studies on some British and Irish mosses. I. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 1. — S m i t h A. J. E., N e w t o n M. E. (1967). Chromosome studies on some British and Irish mosses. II. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 2. — S m i t h A. J. E., N e w t o n M. E. (1968). Chromosome studies on some British and Irish mosses. III. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 3. — S t e e r e W. C. (1954). Chromosome numbers and behavior in Arctic mosses. Bot. Gaz., 116, 2. — S t e e r e W. C., A n d e r s o n L. E., B r y a n V. S. (1954). Chromosome studies on Californian mosses. Mem. Torrey Bot. Club, 20, 4. — V a a r a m a A. (1953). Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species. Bryologist, 56, 3. — W i g h K. (1972). Chromosome numbers in some mosses from Central and South Europe. Bryologist, 75, 2. — Y a n o K. (1954). On the chromosomes in some mosses. 7. Chromosomes in two genera of *Polytrichaceae* and other eight genera. Bot. Mag. Tokyo, 67, 795. — Y a n o K. (1957). On the chromosomes in some mosses. 12. The karyotypes of *Plagiothecium* and other 19 genera. Jap. J. Genet., 32, 2.

Львовское отделение
Института ботаники им. М. Г. Холодного
АН УССР

Получено 11 XII 1981

УДК 581.8 : 582.998.2

Н. С. Ханджян

АНАТОМИЯ СЕМЯНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ACHILLEA (ASTERACEAE)*

N. S. KHANDJIAN. ACHENE ANATOMY IN SOME SPECIES OF THE GENUS *ACHILLEA (ASTERACEAE)*

На основании изучения морфолого-анатомического строения семянок 14 видов, относящихся к 4 секциям рода *Achillea*, установлено, что анатомические признаки не могут служить критерием для секционного разграничения. По этой причине не подтверждается целесообразность выделения *Ptarmica* в качестве самостоятельного рода.

Анатомическая структура плодовой и семенной оболочек представителей трибы *Anthemideae* Cass. является настолько характерным и постоянным признаком, что приобретает важное значение для диагностики родов и внутриродовых таксонов. Известны работы, посвященные изучению этого вопроса у ряда родов трибы (Briquet, 1916; Савченко, 1949; Kynčlová, 1970; Мурадян, 1976; Humphries, 1977, и др.). Однако сведения об анатомии семянок *Achillea*, трудного и запутанного в систематическом отношении рода, в литературе отсутствуют.

Род *Achillea* описан К. Линнеем в 1753 г. в «Species Plantarum». В 1754 г. P. Miller в «The gardeners dictionary» описал еще один близкий к *Achillea* род *Ptarmica* Mill. Позже немецкий ботаник D. Koch (1837) рассматривал *Ptarmica* в качестве секции рода *Achillea*. Вопрос о таксономическом ранге *Ptarmica*

неоднократно являлся предметом дискуссий. Несмотря на то что большинство исследователей принимают трактовку Koch (Бочанцев, 1961; Huber-Morath, 1975; Richardson, 1976; Heywood, Humphries, 1977, и др.), известны также сторонники разделения *Achillea* на два самостоятельных рода (De Candolle, 1838; Кондратюк, 1962; Крылова, 1964; Галушко, 1980, и др.).

Принимая во внимание, что род *Achillea* ранее не подвергался карпоанатомическому изучению, и пытаясь выявить дополнительный диагностический признак для разрешения вопросов таксономии, мы исследовали микроморфологические особенности околоплодника и семенной кожуры представителей этой критической группы, руководствуясь принятой во «Флоре СССР» системой рода *Achillea* с учетом последующих таксономических ревизий рода, проведенных A. Huber-Morath (1975) и I. Richardson (1976) для турецких и европейских его представителей. Всего мы изучили 14 видов, относящихся ко всем четырем секциям рода. Материал для исследования отбирали из коллекций гербария АН АрмССР (ERE). Для сильно варьирующих видов *A. millefolium* и *A. nobilis* изучали также семянки, выписанные из различных ботанических учреждений. Постоянные препараты, изготовленные по общепринятой методике, хранятся в Институте ботаники АН АрмССР.

У всех исследованных видов рода *Achillea* семянки имеют своеобразную форму и довольно однотипны. К характерным чертам их морфологии можно отнести следующие: они продолговатые, более или менее сжатые в дорсивентральном направлении, по краям с белопленчатыми крыльями и неясно выраженными мелкими ребрами или без них; коронка совершенно отсутствует.

Особенности строения перикарпия и спермодермы четко выражены на анатомических срезах и приводятся в таблице. На поперечных срезах зрелых семянок у всех исследованных видов рода *Achillea* четко идентифицируется стенка плода — перикарпий, спермодерма, эндосперм и семядоли. Как известно (Савченко, 1949; Мурадян, 1970, и др.), у сложноцветных некоторые участки наружных слоев стенки плода разрастаются, образуя ребра, в которых всегда имеются проводящие пучки. При созревании и ссыхании семянок могут формироваться также внешне трудно отличимые от ребер складки, не содержащие проводящих элементов. Однако у большинства изученных видов рода *Achillea*, кроме ребер и складок, сформированных перикарпием, мы обнаружили мелкие ребра спермодермального происхождения (см. рисунок, *Г*, *Е*, *Ж*). В спермодермальном ребре различаются наружная эпидерма и сплющенные клетки паренхимной ткани. В центральной части ребра ближе к внутренней его стороне лежат остатки проводящего пучка (см. рисунок, *Г*). Нужно отметить, что ни у одного из изученных до настоящего времени родов трибы *Anthemideae* ребра спермодермального происхождения в зрелых семянках не обнаружены.

Общее число ребер у видов рода *Achillea* колеблется от двух до четырех (см. таблицу), два из них сравнительно крупные, всегда развиты (см. рисунок, *А*, *Д—Ж*, *К*, *М*). Между ними часто развиваются одно-два более мелких ребра (см. рисунок, *Д*, *Е*, *М*). Так, у видов *A. nobilis* и *A. ptarmica* обнаруживаются только два крупных ребра, а для ряда других видов (*A. biserrata*, *A. nana*, *A. alpina*, *A. biebersteinii*, *A. filipendulina*, *A. millefolium*, *A. setacea*, *A. tenuifolia*, *A. vermicularis*) характерно еще одно маленькое ребро. Признак ребристости семянок достигает своего максимального варьирования в секции *Ptarmica*, в которую, кроме *A. ptarmica*, входят виды с двумя-тремя (*A. biserrata*), только с тремя (*A. nana*, *A. alpina*), с тремя-четырьмя (*A. cartilaginea*, *A. sifonata*) и только с четырьмя (*A. umbellata*) ребрами. При этом если крупные ребра у всех видов образуются исключительно за счет увеличения числа слоев перикарпия, то маленькие ребра у одних видов (*A. vermicularis*, *A. millefolium*, *A. filipendulina*, *A. umbellata*, *A. cartilaginea*) складываются из слоев перикарпия, а у других (*A. setacea*, *A. tenuifolia*, *A. filipendulina*, *A. biebersteinii*, *A. alpina*, *A. nana*, *A. umbellata*, *A. biserrata*, *A. sifonata*) возникают с участием спермодермы. Более того, у разных экземпляров *A. filipendulina* маленькое ребро может образоваться как из перикарпия, так и из спермодермы.

Обычно перикарпий в ребрах многослойный (6—23 слоя) в отличие от межреберных участков, где он состоит из 2—3 рядов клеток. Эпидермальные клетки

Анатомические признаки перикарпия и спермодермы представителей рода *Achillea*

Секция	Вид	Число ребер	Число слоев клеток: в ребрах	Число слоев клеток: в межреберных участках	Ослизняющиеся клетки	Гидроциты	Число воздушных полостей	Число проводящих пучков: в перикарпии	Число проводящих пучков: в спермодерме	Эпидерма спермодермы
Ptarmica (Mill.) Koch	*A. ptarmica*	2	18—20	2—3	—	+	2	2	—	Толстостенная
	A. cartilaginea	3—4	9—20	3	—	+	2	3—4	—	То же
	A. sifonata	3—4	8—11	2	—	—	2	2	1—2	
	A. biserrata	2—3	14—23	3	—	—	2	2	1	
	A. umbellata	4	8—14	2	+	—	2	3	1	
	A. nana	3	12—16	2—3	—	—	2	2—3	1	
	A. alpina	3	18—21	2—3	—	—	2	2	1	
Filipendulina DC.	*A. biebersteinii*	2—3	8—13	2	+	—	2	2	1	
	A. filipendulina	2—3	17—20	2—3	—	—	2	2—3	1	
Millefoliatae DC.	*A. millefolium*	2—3	12—18	2—3	—	+	2	2—3	—	
	A. nobilis	2	11—18	2—3	—	+	2	2	—	
	A. setacea	2—3	15—18	2—3	—	+	2	2	1	
Santolinoides DC.	*A. tenuifolia*	2—3	6—7	2	+	—	2	2	1	
	A. vermicularis	2—3	8—15	2	+	—	2	2—3	—	

тонкостенные, их наружные оболочки покрыты кутикулой. У видов *A. tenuifolia* и *A. vermicularis* они заполнены темноокрашенным, зернистым содержимым. Вследствие обезвоживания и сморщивания плодов эпидерма у многих видов теряет свою первичную форму и приобретает различные очертания. У видов *A. umbellata*, *A. biebersteinii*, *A. tenuifolia* и *A. vermicularis* среди эпидермальных клеток рассеяны специализированные ослизняющиеся клетки, которые в большом количестве встречаются у последнего (см. таблицу и рисунок, *В*, *Н*).

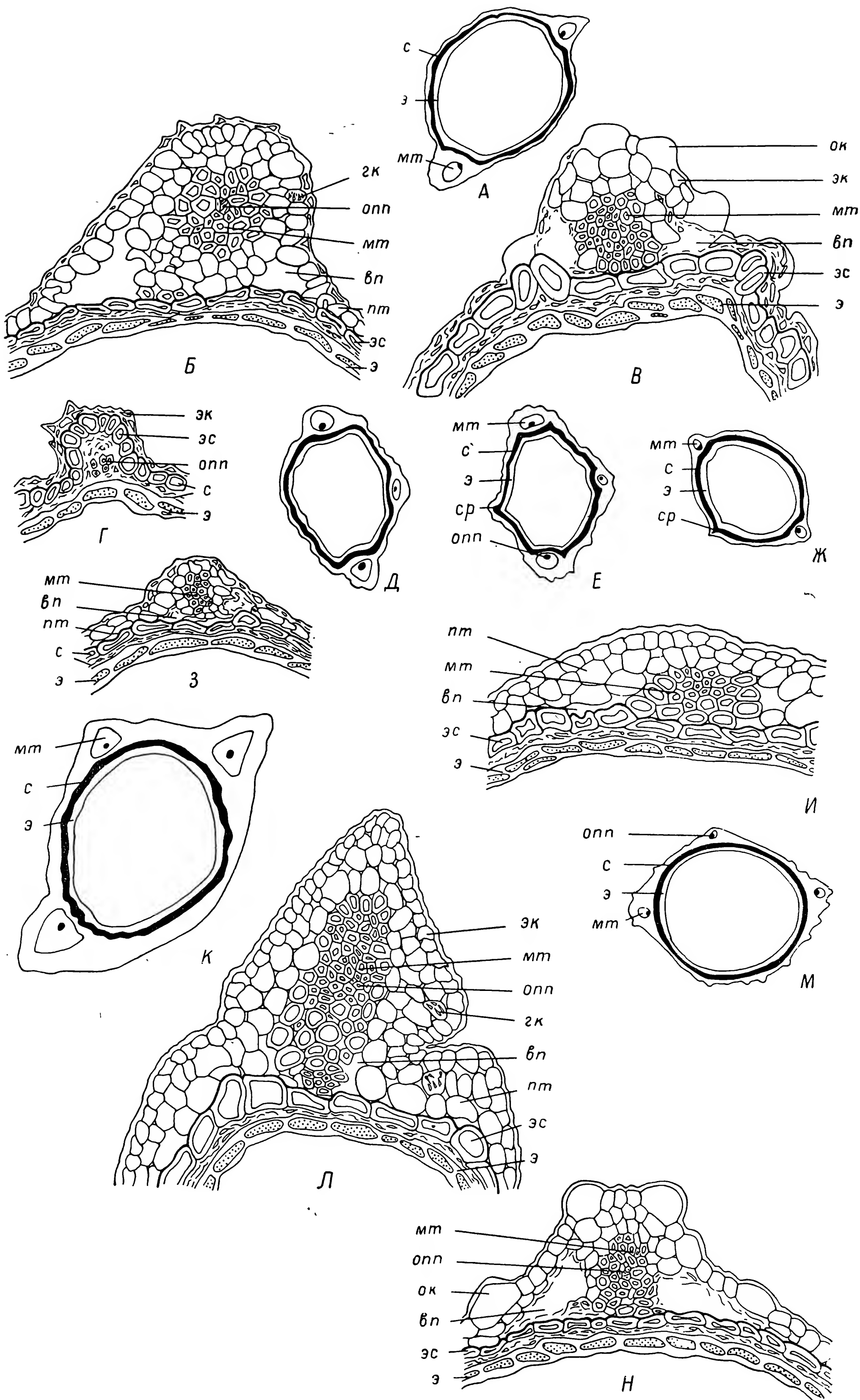
У всех видов перикарпий в ребрах сложен из двух основных тканей — паренхимной и механической (см. рисунок, *Б*, *В*, *З*, *И*, *Л*, *Н*). Первая составлена из почти изодиаметрических, многогранных паренхиматических клеток, которые по мере созревания плода у разных видов в различной степени лигнифицируются. Механическая ткань сосредоточена в центральной части ребер. Среди клеток механической ткани можно обнаружить дериваты проводящего пучка. Облитерация более рыхло расположенной несклерифицированной паренхимы происходит в месте перехода ребер в межреберные участки с образованием у всех видов двух воздушных полостей (см. рисунок, *Б*, *В*, *З*, *Л*, *Н*).

Спермодерма, развивающаяся из единственного интегумента, у всех видов имеет однотипное строение. В ней четко выделяется слой крупных вытянутых в радиальном направлении темноокрашенных клеток наружной эпидермы, оболочки которых утолщены равномерно. Интегументальная паренхима представлена частично разрушенными сильно сплюснутыми клетками. Проводящие пучки спермодермы иногда сохраняются, иногда полностью разрушаются. Остатки эндосперма состоят из одного, местами двух слоев клеток.

Сравнительно-анатомический анализ изученных нами видов рода *Achillea* показывает, что большинство основных признаков перикарпия сильно варьирует (см. таблицу). Единственным постоянным и характерным для рода признаком следует считать число и расположение воздушных полостей перикарпия. Что же касается семенной кожуры, то ее структура не варьирует. Однотипность ана-

Анатомическое строение семянок видов рода *Achillea*.

А, *Б* — *A. millefolium*; *В—Е* — *A. umbellata*; *Ж*, *З* — *A. biebersteinii*; *И—Л* — *A. cartilaginea*; *М*, *Н* — *A. vermicularis*. *эк* — эпидермальная клетка перикарпия, *пт* — паренхимная ткань, *мт* — механическая ткань, *гк* — гидроцитная клетка, *ок* — ослизняющиеся клетки, *опп* — остатки проводящего пучка, *вп* — воздушная полость, *с* — спермодерма, *ср* — спермодермальное ребро, *эс* — эпидерма спермодермы, *э* — эндосперм.


с
э
мт
А
ок
эк
мт
вп
эс
э
гк
опп
мт
вп
пт
эс
э
Б
В
эк
эс
опп
с
э
Г
Д
мт
с`
э
ср
опп
Е
мт
с
э
ср
Ж
мт
вп
пт
с
э
З
пт
мт
вп
эс
э
И
мт
с
э
К
опп
с
э
мт
М
эк
мт
опп
гк
вп
пт
эс
э
Л
мт
опп
ок
вп
эс
э
Н

томической структуры плода не позволяет использовать ее для секционного разграничения. В то же время именно эта общность анатомической организации семянок показывает, что изученные нами виды из четырех секций рода представляют собой одну естественную, цельную группу. Анатомические особенности семянок не подтверждают целесообразность выделения *Ptarmica* в качестве самостоятельного рода.

СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ЭКЗЕМПЛЯРОВ

A. biebersteinii Afan. АрмССР, Артик, 3 VIII 1934, А. Л. Тахтаджян, ERE 16 762. — Turcmenia, Aschabad, s. p. Nepthon, P. Sintenis, ERE 2397.

A. filipendulina Lam. АрмССР, Кафанский р-н, с. Цав, 29 VIII 1970, Н. С. Ханджян, ERE 115 170. — Nachichevan, Kelany—Bitshenach, 24 VIII 1926, A. Grossheim, D. Jaroshenko, ERE 2247. — Azerbajdzan, Chatschmas, p. Nisovaja, 4 VII 1938, S. Zakarjian, M. Rahimov, ERE 2380. — Таджикская ССР, Гиссарский хребет, верховье, р. Лючоб, 14 IX 1934, В. Запрягаева, ERE 28 081.

A. nobilis L. АрмССР, Ленинакан, 20 IX 1921, А. Б. Шелковников, ERE 2252. — АрмССР, Ереван, Ботанический сад, 8 VII 1965, Р. Карапетян, Ш. Асланян, ERE 116 019. — ГДР, Лейпциг, Ботанический сад.

A. millefolium L. АрмССР, Гукасянский р-н, 29 VIII 1949, ERE 116 020. — АрмССР, Красносельский р-н, 15 IX 1964, Т. Асланян, М. Галстян, ERE 116 021. — ФРГ, Эссен, Ботанический сад. — ГДР, Лейпциг, Ботанический сад. — Япония, Цукуба, Национальный институт гигиены.

A. setacea Waldt. et Kit. Armenia, Nor-Bajazet, p. lac. Gilli, 24 VII 1928, O. Zedelmeyer, T. Gejdeman, ERE 2338. — АрмССР, Дилижанский заповедник, 1500—1600 м над ур. м., Н. Мкртчян, ERE 74 431.

A. vermicularis Trin. АрмССР, Мегринский р-н, Таштунский перевал, 16 VIII 1965, Я. Мулкиджанян, А. Барсегян, ERE 115 165. — АрмССР, Каджаран, верховье р. Вохчи, 2500—2700 м над ур. м., 3 VIII 1970, Т. Попова, ERE 115 163. — АрмССР, г. Капутджух, 17 IX 1966, В. Манакян, ERE 115 156.

A. tenuifolia Lam. АрмССР, Ереван, 30 VIII 1934, С. Тамамшян, ERE 16 781. — АрмССР, Азизбековский р-н, между селениями Терп и Чайкенд, 17 VIII 1955, Я. Мулкиджанян, ERE 115 180. — АрмССР, Джаджурское ущелье, степь, 25 VIII 1955, Я. Мулкиджанян, ERE 115 026.

A. sifonata Bieb. Кавказ, Мюуссерский заповедник, на скалах, 28 V 1974, Е. Шенгеля, З. Цинцадзе, ERE 54 760.

A. biserrata Bieb. Caucasus, Kachetia, Lagodechy, 8 VI 1902, J. Mlokosicssicz, ERE 2371. — Кавказ, Новый Афон, лес, 1911, И. Палибин, Н. Воробьев, ERE 2430.

A. ptarmica L. Закарпатская обл., Тягеевский р-н, Буштина, 29 VIII 1957, Э. Габриэлян, ERE 28 965.

A. cartilaginea Ledeb. Poloniae, 8 VIII 1935, J. Trela, ERE 26 803.

A. umbellata Sibth. Graeca, Laconia, m. Taygeti, region alpina, 9 VII 1898, H. Zalin, ERE 33 010.

A. nana L. Южная Франция, Альпы, С. Наринян, ERE 2407.

A. alpina L. ЛитССР, Каунас, Институт ботаники АН ЛитССР.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1961). *Achillea* L. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР. — Галушко А. И. (1980). Флора Северного Кавказа, 3. Ростов-на-Дону. Изд. Рост. гос. унив. — Кондратюк Е. М. (1962). *Ptarmica* Neck. В кн.: Флора УРСР, 11. Киев, Изд. АН УССР. — Крылова П. (1964). Флора Западной Сибири, 12. Томск, Изд. Томск. унив. — Мурадян Л. Г. (1970). Сравнительная анатомия семянок представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенией. Автореф. канд. дис. Ереван. — Мурадян Л. Г. (1976). Сравнительная анатомия оболочек семянок представителей рода *Tanacetum* s. l. Биол. ж. Армении, 29, 8. — Савченко М. И. (1949). Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* DC. в сем. *Compositae*. Бот. материалы гер. БИН АН СССР, 11. — Briquet J. (1916). Études carpologiques sur les genres de Composées, *Anthemis*, *Ormenis* et *Santolina*. Ann. Conserv.

Jard. bot. Genéve, 18—19. — De Candolle A. P. (1838). Prodromus, 6. — Heywood V. H., Humphries C. J. (1977). *Anthemideae* — systematic review. In: Heywood V. H., Harborne J. B., Turner B. L. The biology and chemistry of the *Compositae*, 2. London etc. — Huber-Morath A. (1975). *Achillea* L. In: Davis P. H. Flora of Turkey, 5. Edinburgh. — Humphries C. J. (1977). A new genus of the *Compositae* from North Africa. Bot. Not., 130. — Koch D. W. J. (1837). Synopsis florae Germanicae et Helveticae. Frankfurt a. M. — Kynčlová M. (1970). Comparative morphology of achenes of the tribe *Anthemideae* Cass. (family *Asteraceae*) and its taxonomic significance. Preslia, 42. — Miller P. (1754). The gardeners dictionary, 4, 3. — Richardson I. B. K. (1976). *Achillea* L. In: Flora Europaea. 4. London etc.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 16 X 1981.

УДК 581.331.2 : 582.53

Н. И. Филина

О РАЗВИТИИ СПОРОДЕРМЫ *ZOSTERA MARINA* (*ZOSTERACEAE*)

N. I. FILINA. ON DEVELOPMENT OF THE SPORODERM IN *ZOSTERA MARINA* (*ZOSTERACEAE*)

Изучение с помощью просвечивающего электронного микроскопа последовательных стадий развития спородермы *Zostera marina* позволило установить, что микроспороциты и тетрады микроспор покрыты тонкой каллозой. Оболочка зрелого пыльцевого зерна состоит из довольно толстой интины и бесструктурной гомогенной экзины и разрушается при ацетолизе. Снаружи пыльцевые зерна имеют еще один тонкий электронноплотный слой, образовавшийся из мембран цитоплазмы гнезда пыльника.

Zostera marina L. принадлежит к тем немногим высшим растениям, цветение и опыление которых происходит под водой. В эту группу входят в основном представители однодольных — семейства *Cymodoceaceae*, *Posidoniaceae*, *Zannichelliaceae*, *Zosteraceae*, *Potamogetonaceae*, *Najadaceae*, *Hydrocharitaceae*, а из двудольных — *Ceratophyllaceae* и *Callitrichaceae*. Характерной особенностью пыльцевых зерен этих растений является просто устроенная спородерма, состоящая у некоторых из них только из интины.

Вряд ли у кого вызывает сомнение, что предки морских однодольных, цветущих под водой, были наземными растениями. Пыльцевые зерна этих предковых форм должны были обладать приспособлениями, защищающими мужской гаметофит от иссушения во время переноса пыльцы. Одним из таких приспособлений является слой спородермы, состоящий из спорополленина. Логично допустить, что просто устроенная спородерма водных однодольных возникла как следствие именно подводного способа опыления. Не исключено, что в зависимости от времени перехода предков того или иного семейства к подводному образу жизни, в зависимости от генетических особенностей этих предковых форм, определяющих степень эволюционной пластичности и скорость эволюции, структура спородермы у потомков могла достигнуть разной степени упрощения. Поэтому можно надеяться, что изучение этой структуры у современных водных растений может помочь уяснить не только общие закономерности эволюции спородермы в связи с переходом к подводному способу опыления, но и установить родственные связи этих водных растений, а возможно, и уточнить их положение в системе цветковых растений.

К настоящему времени имеются более или менее полные сведения о тонком строении спородермы родов *Potamogeton*, *Zostera*, *Zannichellia*, *Najas*, *Halodule*, *Halophila*, *Ceratophyllum*, *Amphibolis*, *Thalassodendron* (Schwanitz, 1967; Pettitt, Jermy, 1975; Ducker et al., 1978).

Подробно развитие оболочки прослежено только у пыльцы *Amphibolis antarctica* (*Cymodoceaceae*) (Ducker et al., 1978).

Первые наблюдения пыльцы *Zostera* относятся к 1792 г. В 1852 г. W. Hofmeister впервые описал развитие пыльцы у этого рода, О. Rosenberg (1901) проследил его достаточно подробно. С помощью электронного микроскопа J. Pettitt и A. Jermy (1975) изучили самые ранние этапы развития пыльцы *Zostera*, но многие моменты онтогенеза оболочки остались невыявленными.

Целью данного исследования было возможно более полное изучение развития спородермы *Zostera marina*.

Развивающиеся пыльники фиксировали по обычной для электронной микроскопии методике: 2.5%-ным раствором глютарового альдегида на фосфатном буфере или на морской воде и 1%-ным раствором четырехокиси осмия. После обезвоживания материал заключали в смесь эпонов. Срезы окрашивали 2%-ным водным раствором уранилацетата и азотнокислым свинцом и изучали с помощью микроскопа Hitachi-II. Материал собран и зафиксирован на Беломорской биостанции Московского государственного университета в июле—августе 1977—1979 гг.

Rosenberg (1901) обнаружил, что почти вся полость гнезда двугнездного пыльника заполнена длинными, расположенными наискось по отношению к продольной оси пыльника клетками. Близ концов этих длинных клеток находятся изодиаметричные клетки, положение и размеры которых свидетельствуют о том, что они отделились от длинных клеток. По наблюдениям Rosenberg (1901), длинные клетки представляют собой клетки археспория, изодиаметричные же клетки делятся несколько раз и ослизняются. Таким образом, тапетум у *Zostera*, согласно Rosenberg (1901), имеет археспориальное происхождение. Большинство клеток археспория делится несколько раз продольно, образуя большое число удлиненных микроспороцитов; небольшая часть археспориальных клеток делится поперек и образует стерильные клетки, которые идут на питание развивающихся микроспор, разрушаясь после обособления последних. Микроспороциты имеют длинные ядра с крупными ядрышками, у стерильных клеток ядра меньших размеров с высоким содержанием хроматина. С момента возникновения и до вступления в редукционное деление микроспороциты удлиняются в 7—8 раз, достигая перед цитокинезом 450—500 мкм в длину при диаметре около 5 мкм. Образование тетрад у *Zostera* происходит тогда, когда пыльники достигают 5—6 мм в длину, и идет по сукцессивному типу.

По полученным мною данным, изобилатеральные тетрады микроспор обладают специальной тонкой оболочкой из каллозы (рисунок, *1* — см. вклейку). Тетрады свободно располагаются в полости пыльника, заполненной густой цитоплазмой разрушившихся клеток тапетума с обильными липидными включениями. Цитоплазма микроспор, окруженная волнистой плазмалеммой, содержит многочисленные, разные по очертаниям и величине вакуоли, хорошо развитый аппарат Гольджи, цистерны эндоплазматической сети и довольно крупные митохондрии (см. рисунок, *2*). Крупные пластиды имеют плотный матрикс и зачатки мембранной системы. Рибосомы, большей частью объединенные в полисомы, особенно многочисленны близ плазмалеммы. Кнаружи от плазмалеммы хорошо заметен покров из 4—5 неплотно примыкающих один к другому и разделенных светлыми промежутками параллельных слоев очень тонких фибрилл.

После растворения каллозы микроспоры некоторое время еще сближены между собой, но их поперечные сечения становятся более округлыми (см. рисунок, *3*). Плотность фибриллярного покрова увеличивается, но слои фибрилл еще отчетливы. Цитоплазма, окружающая микроспоры, по количеству и составу компонентов напоминает цитоплазму самой микроспоры.

Фибриллярный покров утолщается в результате появления новых слоев, расположенных не всегда параллельно один другому, как на более ранних стадиях спорогенеза. В покрове возникают небольшие, неправильных очертаний многочисленные светлые включения, условно называемые далее полостями. Появление полостей в фибриллярном покрове, по-видимому, тесно связано с возникновением в цитоплазме многочисленных пузырьков разной величины со светлым содержимым. Эти пузырьки выходят за пределы плазмалеммы и встраиваются в фибриллярный покров микроспоры (см. рисунок, *4*). Вероятно,

этот период непродолжителен, так как появляющиеся новые фибриллы оттесняют пузырьки в наружные слои оболочки (см. рисунок, *5*). Постепенно содержимое пузырьков рассасывается, их очертания становятся более четкими. Сливаясь, они образуют полости.

Фибриллярный покров постепенно преобразуется в дифференцированную оболочку: наружные его слои становятся более плотными и темными (см. рисунок, *6*), а слой, содержащий полости, более светлым и рыхлозернистым. Между светлым слоем и плазматической мембраной на этой стадии начинает закладываться тонкозернистая интина. На поверхности микроспор наблюдается активное отложение веществ, поступающих из полости пыльника и часто имеющих вид скрученных мембран (см. рисунок, *7*). Мембраны, раскручиваясь и прилегая к нижележащему слою, постепенно формируют более или менее рыхлый светлоокрашенный наружный слой. Электронноплотное вещество этого слоя идет, видимо, на построение спородермы, и процесс его утилизации, возможно, протекает очень интенсивно, поскольку между уплотняющимся внешним слоем спородермы и контуром наружного слоя вскоре возникает светлая зона (см. рисунок, *8*). Позже размеры ее уменьшаются, что, очевидно, является следствием увеличения объема растущих микроспор. Другим следствием этого процесса можно считать уменьшение размеров светлых полостей рыхлозернистого (паутинистого) слоя спородермы: они как бы сплющиваются (см. рисунок, *8*). Плотный наружный слой спородермы и рыхлозернистый паутинистый слой с полостями возникают на месте фибриллярного покрова и окрашиваются основным фуксином. В этом смысле оба эти слоя соответствуют эктэкзине пыльцевых зерен наземных растений. Тонкозернистая, расположенная под ними интина окрашивается рутениевым красным в интенсивно розовый цвет.

С момента образования и до начала митоза микроспоры удлиняются почти в 4 раза, достигая длины более 2000 мкм. Pettitt и Jermy (1975), наблюдавшие цитокинез у *Zostera*, отмечают, что образующаяся генеративная клетка покрыта каллозной оболочкой, цитоплазма ее имеет гладкую эндоплазматическую сеть, обильные полисомы, несколько активных диктиосом и митохондрий. Пластид нет.

Зрелые пыльцевые зерна *Z. marina* нитевидные, заостренные на концах, безапертурные, с волнистой гладкой поверхностью (см. рисунок, *9*); длина их — 2700—3000, диаметр — 8 мкм, т. е. длина превышает диаметр в 360—400 раз. В оболочке зрелого зерна (см. рисунок, *10*) можно различить слоистую интину и более или менее гомогенную экзину, в которой кое-где еще сохранились остатки полостей. Интина превышает по толщине экзину. Характерной особенностью экзины *Z. marina* является неустойчивость ее к ацетолизу, хотя по способу заложения (формирование на месте фибриллярного покрова) и по отношению к красителям (окрашивается основным фуксином) она сравнима с эктэкзиной других растений. На поверхности зрелых пыльцевых зерен виден еще один тонкий электронноплотный слой, который может полностью окружать одно пыльцевое зерно и переходить на рядом расположенные зерна (см. рисунок, *11*, *12*). Очевидно, это слой, образовавшийся из мембран цитоплазмы полости гнезда пыльника, и в этом смысле его можно сравнивать с периной других растений. Pettitt и Jermy (1975) наблюдали на поверхности пыльцевых зерен *Ruppia maritima* морфологически похожий слой и установили, что он состоит из белков и полисахаридов.

Зрелая пыльца *Zostera*, по мнению Rosenberg (1901) и J. Harada (1948), двуклеточная; G. Schwanitz (1967) описывает ее как трехклеточную. При прорастании в любом месте пыльцевого зерна (Cock, 1978) может возникнуть до 7 пыльцевых трубок, но через некоторое время способность к росту сохраняет лишь одна из них, достигая 100 мкм в длину.

Таким образом, развитие спородермы *Z. marina* характеризуется следующими особенностями: во-первых, микроспороцит и тетрады микроспор имеют оболочку из каллозы, под которой закладывается фибриллярный покров; во-вторых, в экзине молодых микроспор можно выделить два слоя, экзина же пыльцевых зерен гомогенная, по способности окрашиваться основным фуксином она соответствует эктэкзине наземных растений, но в отличие от нее разру-

шается при ацетолизе; в-третьих, на поверхности пыльцевых зерен из мембран цитоплазмы гнезда пыльника формируется тонкий электронноплотный слой.

Наличие оболочки из каллозы вокруг микроспороцита и тетрады микроспор — признак, свойственный подавляющему большинству цветковых растений. Как полагает P. Bell (1979), оболочка из каллозы представляет собой тот барьер, который делает возможным переход от одной фазы жизненного цикла к другой, в данном случае от спорофазы к гаметофазе. Этот барьер существует до тех пор, пока гаметофит не создаст собственной оболочки — спородермы. Таким образом, наличие каллозного покрова вокруг микроспороцита у *Z. marina* можно рассматривать как проявление родства наземных и водных цветковых растений.

Наличие фибриллярного покрова — основы будущей экзины — также сближает представителей сем. *Zosteraceae* с наземными растениями. Но экзина *Z. marina*, судя по ее отношению к ацетолизной смеси, утеряла одну из своих функций, которую она выполняет у наземных растений, — функцию защиты мужского гаметофита от иссушения. При этом она сохранила другие функции, одна из которых связана с процессом узнавания в системе гаметофит—спорофит при опылении растений. Содержащиеся в экзине ферменты играют важную роль в разрушении кутикулы, покрывающей рыльце. Установленное Pettitt (1980) сходство в энзиматических свойствах спородермы и кожицы, покрывающей рыльце у наземных растений и у морских трав, с нитевидной пыльцой позволяет предполагать, что механизмы эрозии кутикулы у них подобны, что еще раз подтверждает гипотезу происхождения морских однодольных от наземных предков.

ЛИТЕРАТУРА

Bell P. R. (1979). The contribution of the ferns to an understanding of the life cycles of vascular plants. In: The experimental biology of ferns. Ed. A. F. Dyer. L. etc. — Cock A. W. A. M. de. (1978). Germination of the threadlike pollen grains of the seagrass *Zostera marina* L. Soc. bot. Fr., Act. bot., 125. — Ducker S. C., Pettitt J. M., Knox R. B. (1978). Biology of Australian seagrass: pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (*Cymodoceaceae*). Austr. J. Bot., 26. — Harada J. (1948). Karyotyp und Entwicklungsgeschichte des fadenförmigen Pollen von der Gattung *Zostera*. Japan. Genet., 23. — Hofmeister W. (1852). Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*. Bot. Zeit., 10. — Pettitt J. M. (1980). Reproduction in seagrasses: nature of the pollen and receptive surface of the stigma in the *Hydrocharitaceae*. Ann. Bot., 45. — Pettitt J. M., Jermy A. C. (1975). Pollen in hydrophilous angiosperms. Micron, 5. — Rosenberg O. (1901). Ueber die Pollenbildung von *Zostera*. Meddel. frän Stockh. Högsk. Bot. inst., 4. — Schwanitz G. (1967). Untersuchungen zur Postmeiotischen Microsporogenese. II. Vergleichende Analyse der Pollenentwicklung submers bluehender Arten. Pollen et spores, 9, 2.

Московский государственный университет. Получено 8 VI 1981.

УДК 581.524.44 (470.32)

Ф. Ф. Топольный, О. С. Игнатенко, В. Д. Собакинских

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА ТРАВОСТОЙ СТРЕЛЕЦКОЙ СТЕПИ

F. F. TOPOLNY, O. S. IGNATENKO, V. D. SOBAKINSKYKH. THE EFFECT OF EXTREME WEATHER CONDITIONS ON THE HERBACEOUS STAND IN THE STRELETSK STEPPE

Показана реакция фитоценозов с различным режимом заповедания на погодные условия 1979 г. Структурные особенности фитоценозов проанализированы с учетом запасов и послойных расходов влаги и транспирационных коэффициентов двух ассоциаций Стрелецкой степи.

Стрелецкая степь является одним из классических объектов для изучения лугово-степных фитоценозов. Погодные условия 1979 г. в лесостепи европейской части СССР были крайне неблагоприятными для развития растительности,

что сказалось и на продуктивности фитоценозов Стрелецкой степи, которая была значительно ниже средней многолетней (табл. 1). В то же время число особей в фитоценозах было значительно выше средних многолетних показателей (табл. 2).

Особенности рельефа, почвенного и растительного покрова Стрелецкой степи достаточно полно описаны в литературе (Алехин, 1909; Зозулин, 1955; Голубев, 1962, 1965; Афанасьева, 1966; Семенова-Тян-Шанская, 1966, 1977; Дохман 1968; Утехин, 1977, и др.).

Мы проводили исследования в двух ассоциациях: перистоковыльно-лугово-степноразнотравно-прямокостровой [1] (Bromopsis riparia+Varioherbosa prato-steppae+Stipa pennata) и лугово-степноразнотравно-узколистномятликово-перистоковыльной [2] (Stipa pennata+Poa angustifolia+Varioherbosa prato-steppae).

Влажность почвы определялась путем однократного отбора образцов почвы буром до глубины 300 см послойно через каждые 10 см при трехкратной повторности бурения. Определение влажности почвы производили весовым методом по общепринятой в почвоведении методике.

Зима 1978—1979 гг. была многоснежной, с частыми метелями, что обусловило значительную неравномерность распределения снежного покрова. На некосимом участке запас воды в снеге к началу снеготаяния составлял 133 мм, что в 2.6 раза выше запаса на сенокосооборотном участке и почти на 20% выше среднего многолетнего. Снежный покров на сенокосооборотном участке содержал только 51 мм влаги, т. е. на $^1/_3$ ниже средних многолетних показателей для этого участка. Промерзание почвы было незначительным — до 30 см на некосимом участке и до 50 см на сенокосооборотном. Однако холодная погода, установившаяся после схода снега, задержала оттаивание верхних слоев почвы до начала третьей декады апреля. Большой разрыв между снеготаянием и оттаиванием почвы, а также сухая и ветренная погода способствовали значительному физическому иссушению верхних слоев почвы. К началу вететации увеличение запаса влаги в почве сенокосооборотного участка составило лишь 41, а некосимого — 65% от суммы осадков холодного полугодия. При этом необходимо отметить, что оба участка расположены на водоразделе, где отсутствуют поверхностный и боковой внутрипочвенные стоки.

В третьей декаде апреля наблюдалось резкое повышение температуры воздуха. Устойчивый ее переход через 5° произошел 23 апреля, на 11 дней позже средней многолетней даты. Переход температуры воздуха через 15° отмечен 28 апреля, что на 30 дней раньше среднего многолетнего срока и является самым ранним за все годы наблюдений, начиная с 1947 г. (Рябов, 1979).

С начала мая наступил длительный сухой и жаркий период. Среднемесячная температура воздуха в мае составила 17.4, а в июне — 18.9°, что соответственно на 3.9 и 1.6° выше средней многолетней. Относительная влажность воздуха в эти месяцы также была минимальной для всех лет наблюдений — 48% в мае и 52 в июне. Осадков в мае выпало 5.1 мм при норме 58, а в июне — 10.6 мм при норме 62.

Такие погодные условия не могли не сказаться на росте и развитии растений. Начало вегетации у большинства видов растений задержалось на 5—10 дней по сравнению со средними многолетними сроками. Рост вегетативных и генеративных побегов был крайне замедленным.

Высота большинства растений была значительно ниже обычной, а травостой выглядел изреженным, однако эта изреженность была только кажущейся. Подсчет, произведенный на одинометровых площадках в период фенологического максимума развития растительности с 25 мая по 10 июня, показал, что число особей растений было значительно выше среднего многолетнего (табл. 2).

На некосимом участке превышение произошло исключительно за счет усиленного развития вегетативных особей растений, а на сенокосооборотном — за счет появления ювенильных особей и всходов. Группа генеративных особей, которая оказывает существенное влияние на величину надземной фитомассы (Игнатенко, Собакинских, 1976), на обоих участках была сильно угнетена.

[1] Сенокосооборотный режим охраны: 3 года подряд степь выкашивается, а на четвертый — остается некосимой, в 1977 г. данный участок не скашивался.

[2] Некосимый, или абсолютно заповедный режим охраны.

ТАБЛИЦА 1

Надземная фитомасса сообществ некосимого и сенокосооборотного участков луговой степи

Участок луговой степи	Злаки		Бобовые		Разнотравье		Прочие		Всего зеленой фитомассы		Ветошь		Подстилка		Всего мертвой фитомассы		Общая надземная фитомасса	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
	Абсолютно сухой вес, ц/га																	
Некосимый	20.4	14.7	1.3	0.9	10.0	8.0	0.5	0	32.2	23.6	20.3	9.8	29.3	16.5	49.6	26.3	81.8	49.9
	В % от общей надземной фитомассы																	
	24.9	29.5	1.6	1.8	12.2	16.0	—	—	39.4	47.3	24.8	19.6	35.8	33.1	60.0	52.7	100	100
	В % от средней многолетней																	
	100	72.1	100	69.2	100	80.0	—	—	100	73.3	100	48.3	100	56.3	100	53.0	100	61.0
	Абсолютно сухой вес, ц/га																	
Сенокосооборотный	12.9	14.6	2.7	2.9	12.4	4.7	2.5	0	30.5	22.2	7.5	8.1	8.5	3.7	15.8	11.8	46.3	34.0
	В % от общей надземной фитомассы																	
	27.9	42.9	5.8	8.5	26.8	13.8	—	—	65.5	65.3	16.2	23.8	18.3	10.9	34.5	34.7	100	100
	В % от средней многолетней																	
	100	113.2	100	107.4	100	37.9	—	—	100	72.8	100	108.0	100	43.5	100	74.7	100	73.4

Примечание. 1 — средняя многолетняя за 1956—1979 гг.; 2 — 1979 г.; тире — группа отсутствует.

ТАБЛИЦА 2

Возрастной состав особей сообществ некосимого и сенокосооборотного участков луговой степи (число побегов на 1 м²)

Участок луговой степи	Возрастные группы							
	генеративные		вегетативные		ювенильные и всходы		всего	
	среднее	1979	среднее	1979	среднее	1979	среднее	1979
Некосимый	58/7.9	26/2.2	592/80.8	1189/93.7	82/11.2	47/4	732/100	1262/100
Сенокосооборотный	143/10.9	50/2.2	910/69.4	1184/82.9	259/19.7	336/14.9	1312/100	1570/100

Примечание. В числителе — абсолютное количество побегов, в знаменателе — то же в процентах.

При определении величины надземной фитомассы мы пользовались укосным методом. Отчуждение травостоя производилось 27 июня на сенокосооборотном участке и 9 июля на некосимом. Укосы брались в 16-кратной повторности на площадках 0.25 м², травостой скашивался полностью на уровне поверхности земли. Результаты исследований в 1979 г. свидетельствуют о значительном снижении урожая надземной фитомассы по сравнению со средними многолетними данными (табл. 1). На основании многолетних исследований прироста надземной фитомассы (Собакинских, 1976) установлено, что некосимый участок характеризуется бо́льшими показателями ее по сравнению с сенокосооборотным.

В 1979 г. величины надземной фитомассы обоих участков оказались примерно одинаковыми. Следовательно, неблагоприятные для развития растительности погодные условия 1979 г. отразились на растительности обоих фитоценозов различно: фитоценозы, находящиеся в некосимом режиме охраны, оказались угнетенными сильнее.

Изучение водного режима мощных черноземов показало, что к началу возобновления вегетации в 3-метровой толще почвы некосимого участка содержалось 942, а сенокосооборотного — 880 мм влаги. Это соответственно на 151 и 105 мм выше средних многолетних весенних запасов для этих участков и обусловлено погодными условиями предшествующего года. К концу июня, т. е. к концу засухи и началу сенокошения, соотношение запасов влаги было иным. Более иссушенной оказалась почва под некосимой степью. Запасы влаги составляли здесь только 666 мм при норме 742, тогда как для сенокосооборотного участка эти показатели соответственно были равны 688 и 705 мм.

Значительно различались изучаемые участки и величинами послойного расхода влаги из общего запаса ее в почве (табл. 3). Растительность некосимого участка в засушливый период интенсивно использовала влагу из почвенно-грунтовой толщи до глубины 250 см. На сенокосооборотном участке интенсивный расход влаги на транспирацию происходил преимущественно только из верхнего метрового слоя почвы.

Сопоставление фактического водопотребления с испаряемостью, вычисленной по формуле Н. И. Иванова (Гулинова, 1974), показывает еще более значительные различия между сравниваемыми участками (табл. 4). В 1979 г. расход влаги растительностью некосимого участка был выше среднего многолетнего, однако урожай надземной фитомассы оказался самым низким за все годы исследований. Коэффициент расхода влаги, показывающий отношение суммарной его величины к сухой массе урожая, более чем в 2.5 раза превысил средний многолетний.

Расход влаги из почвы растительностью сенокосооборотного участка был значительно меньшим по сравнению с соответствующим показателем для неко-

ТАБЛИЦА 3

Расход влаги из различных слоев мощного чернозема (мм)

Месяц		Слой, см 0—50	50—100	100—150	150—200	200—250	250—300	Весь профиль
Некосимый участок								
Май	1	69	28	18	12	11	+3	135
	2	26	+6	+7	+6	0	2	9
Июнь	1	39	45	27	18	7	5	141
	2	26	11	0	0	2	1	40
Май+июнь	1	108	73	45	30	18	2	276
	2	52	5	+7	+6	2	3	49
Сенокосооборотный участок								
Май	1	78	10	+6	+9	+1	1	73
	2	31	+4	+3	0	2	+1	25
Июнь	1	43	56	22	9	+3	+8	119
	2	30	16	5	+2	+1	+3	45
Май+июнь	1	121	66	16	0	+4	+7	192
	2	61	12	2	+2	1	+4	70

Примечание. 1 — 1979 г., 2 — среднее за 1947—1979 гг.; знак «+» — имело место увеличение запасов влаги.

симого участка, но урожай надземной фитомассы на обоих участках оказался практически одинаковым (табл. 4).

Такое несоответствие между обеспеченностью влагой и урожайностью в этих фитоценозах можно объяснить исходя из данных геоботанических описаний. В 1979 г. на сенокосооборотном участке было зафиксировано 99, а на некосимом — 92 вида высших сосудистых растений (площадь описаний 100 м^2). Анализ видового состава укосных материалов позволил установить, что основное участие в сложении надземной фитомассы в 1979 г. принимали 56 видов на сенокосооборотном и 39 на некосимом участках (табл. 5).

Одним из самых характерных отличий косимого и некосимого участков является роль эвримезофитов, ксеромезофитов и мезоксерофитов в составе травостоев. Если в фитоценозах некосимой степи именно эти группы составляют более 60% укоса, то в фитоценозах сенокосооборотного участка они играют менее значительную роль (до 20% укоса). Почти не принимая участия в сложении

ТАБЛИЦА 4

Влагообеспеченность и надземная фитомасса некосимого и сенокосооборотного участков луговой степи

Год	Испаряемость, мм: май	июнь	в сумме	Расход влаги из почвы, мм: май	июнь	в сумме	суммарный, мм: май	июнь	в сумме	процент от испаряемости: май	июнь	в сумме	Урожай надземной массы, ц/га	Транспирационный коэффициент
Некосимый участок														
1979	168	166	334	135	141	276	140	151	291	83	91	87	30.0	970
Среднее за 1947—1979 гг.	97	107	204	9	41	50	67	102	169	69	95	83	46.5	363
Сенокосооборотный участок														
1979	168	166	334	73	119	192	78	129	207	46	108	62	30.1	686
Среднее за 1947—1979 гг.	97	107	204	25	46	71	83	107	190	86	100	93	35.8	531

ТАБЛИЦА 5

Эколого-биологическая характеристика растений некосимого (1) и сенокосооборотного (2) участков луговой степи, принимающих основное участие в сложении надземной фитомассы в 1979 г.

Вид	Обилие по Друде		Экологическая группа	Эколого-фитоценотическая группа	Глубина проникновения корневых систем (по В. Н. Голубеву, 1962)
	1	2			
Achillea millefolium	cop	sol	ЭМ	СЛ	150—200
Adonis vernalis	sol	sp	КМ	ЛС	200—250
Agrostis syreistschikowii	un	—	М	СЛ	30—60
Allium oleraceum	sol	sp	КМ	ЛС	30—60
Anthemis tinctoria	—	sol	КМ	Л	100—150
Anthericum ramosum	sp	un	КМ	СЛ	60—100
Asperula tinctoria	sol	sol	КМ	ЛС	30—60
Briza media	—	sol	ЭМ	Л	30—60
Bromopsis inermis	cop	sol	ЭМ	Л	150—200
B. riparia	sol	cop	КМ	ЛС	60—100
Campanula persicifolia	sp	sol	ЭМ	ЛесЛ	150—200
Carex humilis	un	sp	КМ	ЛС	60—100
Centaurea scabiosa	sp	sol	МК	СЛ	200—250
C. sumensis	—	sol	КМ	С	150—200
Convolvulus arvensis	sol	sol	ЭМ	Л	200—250
Coronilla varia	un	—	КМ	СЛ	200—250
Cytisus ruthenicus	—	sol	КМ	ЛС	200—250
Dactylis glomerata	sol	—	ЭМ	Л	60—100
Elytrigia intermedia	cop	—	МК	С	150—200
E. repens	sol	—	ЭМ	Л	150—200
Euphorbia semivillosa	sol	—	ЭМ	СЛ	200—250
E. subtilis	un	—	КМ	СЛ	30—60
Falcaria vulgaris	sp	sol	КМ	С	200—250
Festuca pratensis	sol	—	ЭМ	Л	60—100
F. rupicola	—	sol	ЭК	С	60—100
Filipendula vulgaris	sp	sol	КМ	ЛС	60—100
Fragaria viridis	cop	sol	КМ	ЛС	60—100
Galium boreale	—	sol	ЭМ	ЛЛес	60—100
G. verum	sp	sol	КМ	ЛС	200—250
Geranium sanguineum	sol	—	КМ	СЛ	100—150
Helictotrichon pubescens	—	sol	КМ	ЛС	60—100
Hieracium bauhinii	—	sol	МК	ЛС	30—60
Hypericum perforatum	sol	—	ЭМ	ЛесЛ	100—150
Iris aphylla	sol	un	МК	ЛС	60—100
Knautia arvensis	sol	sol	М	Л	200—250
Koeleria cristata	—	sol	ЭК	С	30—60
Leucanthemum vulgare	—	sp	ЭМ	Л	150—200
Onobrychis arenaria	—	sol	КМ	ЛС	200—250
Orobus lacteus	—	un	КМ	СЛ	60—100
Phleum phleoides	—	sol	К	С	30—60
Phlomis tuberosa	—	sp	КМ	ЛС	200—250
Picris hieracioides	sol	—	КМ	СЛ	200—250
Plantago lanceolata	—	sp	ЭМ	Л	30—60
Poa angustifolia	cop	sol	КМ	ЛС	30—60
Polygonatum odoratum	cop	un	ЭМ	ЛесЛ	30—60
Potentilla alba	sp	un	ЭМ	СЛ	30—60
Primula veris	cop	sol	ЭМ	ЛесЛ	30—60
Pulsatilla patens	—	sol	КМ	ЛС	100—150
Ranunculus polyanthemos	—	sol	КМ	СЛ	60—100
Salvia pratensis	sol	sp	КМ	ЛС	200—250
Scabiosa ochroleuca	—	sol	МК	ЛС	200—250
Silene nutans	—	sol	М	ЛесЛ	200—250
Stachys recta	—	sol	МК	С	200—250
Stellaria graminea	sol	sp	М	Л	0—30
Stipa longifolia	—	sol	К	С	150—200
S. pennata	sol	sol	МК	С	150—200
Thalictrum minus	un	sol	КМ	ЛС	200—250
Thesium ramosum	un	—	МК	С	0—30
Thymus marschallianus	sol	sol	МК	С	150—200
Trifolium alpestre	—	sol	КМ	Л	150—200
T. montanum	—	sol	КМ	ЛС	100—150

Вид	Обилие по Друде		Экологическая группа	Эколого-фитоценотическая группа	Глубина проникновения корневых систем (по В. Н. Голубеву, 1962)
	1	2			
Trifolium pratense	—	sol	ЭМ	Л	100—150
Verbascum lychnitis	—	un	КМ	СЛ	200—250
Veronica chamaedrys	—	sol	М	ЛЛес	0—30
V. prostrata	—	un	МК	ЛС	30—60
Vicia tenuifolia	—	sol	КМ	ЛС	200—250
Viola arenaria	—	un	ЭМ	Л	0—30
Vincetoxicum hirundinaria	sp	sol	КМ	ЛС	0—30

Примечание. Латинские названия видов приведены по книге С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981). Экологические группы: ЭМ — эвримезофит, М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, ЭК — эвриксерофит, К — ксерофит, эколого-фитоценотические группы: ЛесЛ — лесолуговая, ЛЛес — лугово-лесная, Л — луговая, ЛС — лугово-степная, СЛ — степно-луговая, С — степная.

надземной фитомассы некосимых участков, ксерофиты и эвриксерофиты занимают заметное место в надземной фитомассе фитоценозов сенокосооборотных участков.

Важной особенностью мезофитной растительности является менее сбалансированный водный режим. При обезвоживании, вызванном длительной засухой, у мезофитов происходит резкое возрастание расхода углеводов в результате усиленного дыхания, тогда как у ксерофитов обезвоживание почти не сказывается на энергии дыхания (Сисакян, 1940; Горшкова, 1966; Петинов, Наджафов, 1969). На некосимом участке луговой степи большее обилие мезофитов, что и объясняет резкое возрастание коэффициента расхода влаги на нем и незначительное отклонение величин этого показателя от средней многолетней для сенокосооборотного участка.

На некосимом участке высокие баллы обилия в 1979 г. имели все растения от лугово-лесных до степных, а на сенокосооборотном участке оценка обилия cop в укосе была лишь у одного лугово-степного вида *Bromopsis riparia*, sp — у 3 луговых и 5 лугово-степных видов. Самая большая группа видов (39) с оценкой обилия sol была представлена преимущественно (27) степно-луговыми, лугово-степными и степными видами.

Отличались сенокосооборотный и некосимый участки и по распределению глубин корневых систем растений. Так, на некосимом участке виды с обилием cop имели корневую систему до глубины 200 см, а на сенокосооборотном участке глубина корневой системы наиболее обильного вида *B. riparia* была не более 100 см, что хорошо согласуется с данными расхода влаги из почвы (табл. 3). Растения с невысоким обилием имели различные глубины проникновения корневых систем — от 0 до 250 см.

По типу цветения растения наиболее обильные на некосимом участке преимущественно относятся к ранне-, средне- и позднелетним (*Bromopsis inermis*, *Achillea millefolium*, *Elytrigia intermedia*), а на сенокосооборотном — к весенним и раннелетним. В 1979 г. лучше развивались ранневесенние и весенние виды, а средне- и позднелетние значительно ускорили темпы развития, но их надземная масса при этом была значительно ниже средних многолетних показателей, что также сказалось на продуктивности участков некосимой степи.

Таким образом, реакция растений некосимой и сенокосооборотной степи на экстремальные погодные условия весьма различна и обусловлена особенностями фитоценозов. Преобладание мезофитных и позднецветущих растений в некосимой степи определило ее большую угнетенность в засушливый год.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Тр. СПб. общ. естествоисп., 10, отд. Бот. — Афанасьева Е. А. (1966). Черноземы Средне-Русской возвышенности. М., Наука. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи.

Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповед., 7. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., Наука. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., Наука. — Гулинова Н. В. (1974). Методы агроклиматической обработки наблюдений. Л., Гидрометеоиздат. — Дохман Г. И. (1968). Лесостепь европейской части СССР. М., Наука. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике. Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповед., 3. — Игнатенко О. С., Собакинских В. Д. (1976). Видовая и экземплярная насыщенность лугово-степных сообществ. В кн.: Биота основных геосистем Центральной лесостепи. М. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л., Колос. — Петинов Н. С., Наджафов Ш. Г. (1969). Водный режим некоторых кормовых трав Большого Кавказа. В кн.: Водный режим сельскохозяйственных растений. М., Наука. — Рябов В. А. (1979). Климатическая характеристика Центрально-Черноземного заповедника. В кн.: Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповед., 12. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. М.; Л., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1977). Накопление и роль подстилки в травянистых сообществах. Л., Наука. — Сисакян Н. М. (1940). Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Собакинских В. Д. (1976). Разногодичная динамика надземной фитомассы лугово-степных сообществ. В кн.: Биота основных геосистем Центральной лесостепи. М. — Утехин В. Д. (1977). Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М., Наука.

Центрально-Черноземный
государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина,
Курск, п/о Заповедное.

Получено 5 VI 1982.

УДК 581.9 : 005 : 581.526.33 (477)

Т. Л. Андриенко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ И ДОМИНАНТНАЯ КЛАССИФИКАЦИИ БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКРАИНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

T. L. ANDRIENKO, YU. R. SHELIAG-SOSONKO. FLORISTICAL AND DOMINANT CLASSIFICATION OF THE UKRAINIAN POLESSYE BOG VEGETATION

Предпринята попытка разработки флористической классификации болотной растительности Украинского Полесья на основе модификации метода Браун-Бланке—Элленберга, предложенной Б. М. Миркиным и Г. С. Розенбергом (1978). Установлены 3 ассоциации, 13 субассоциаций и 17 вариантов; ранг единиц условен в связи с отсутствием таких исследований на смежных территориях. Полученные единицы близки по содержанию к единицам эколого-флористической классификации Е. М. Брадис (1963; Брадіс, 1969); ранг единиц флористической классификации на несколько порядков выше.

В настоящее время существуют различные подходы к классификации болотной растительности. Основными из них являются биоморфологический, развивавшийся Ю. Д. Цинзерлингом (1938), а в настоящее время — его последователями, в основном ленинградскими болотоведами; эколого-фитоценотический, применяемый московскими и украинскими болотоведами, и флористический, принятый в западно-европейских странах, где используется классификационная система J. Braun-Blanquet (1964). Как отмечают М. С. Боч и В. В. Мазинг (1979), работ, посвященных сравнительному анализу эколого-флористической и эколого-фитоценотической классификаций растительности болот, в отечественной литературе нет. Вместе с тем такой анализ в настоящее время особенно необходим. Фитоценологи разных стран накопили огромный фактический материал, актуальным является вопрос его обобщения на основе единой классификационной системы. Необходим общий, хотя бы для геоботаников Европы, «геоботанический язык», создание которого приобретает первоочередное значение. Только на основе разработки единой классификационной системы возможно наметить подход к подготовке межнационального фундаментального издания «Растительность Европы». Это также необходимо для создания обзорных карт растительности целых материков, ибо в основе легенды должна лежать классификация растительности, для разработки геоботанического райониро-

вания, систем природоохранных мероприятий и т. д. В связи с этим нами была предпринята попытка разработать флористическую классификацию болотной растительности Украинского Полесья и провести сравнение с эколого-фитоценотической классификацией болот УССР, предложенной Брадис (1963; Брадіс, 1969). Болота Украинского Полесья выбраны как объект исследования в связи с тем, что Украинское Полесье — наиболее заболоченный регион Украины, средняя заболоченность его достигает 6%, на западе — до 11. В УССР только в нем представлены все типы болот — от олиготрофных до эвтрофных.

Классификация была разработана на основе модификации метода Браун-Бланке—Элленберга, предложенной Миркиным и Розенбергом (1978) и получающей все большее распространение (Миркин, 1978; Міркін, Шеляг-Сосонко, 1979; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1980). Процедура классификации распадается на два этапа — синтетический и синтаксономический. На синтетическом этапе использована модификация метода фитоценологических таблиц, на стадии синтаксономического анализа — современные представления сторонников флористико-социологического направления, позволяющие выделять ассоциации на основе флористической композиции, но без обязательного требования наличия характерных видов для каждой ассоциации.

Для построения классификации было отобрано 336 геоботанических описаний, однако в ходе классификационной процедуры была проведена выбраковка некоторых описаний. В окончательном варианте совокупность обработанного материала составила 303 описания, которые охватили 3 основных типа болот — эвтрофные, мезотрофные, олиготрофные, а также экотоны между ними. Из описаний многих эвтрофных сообществ были использованы преимущественно описания типичных для региона и наиболее сохранившихся кочкарно-осоковых болот. В выборку намеренно не были включены ценозы черноольховых болот, так как в связи с наличием в них видов разных исторических свит (Шеляг-Сосонко и др., 1980), а также лесных и болотных ольховых ценозов разработку их классификации целесообразно считать самостоятельной задачей. Не включены в обработку и малохарактерные для Полесья ценозы высокотравья, а также прибрежно-водные сообщества.

В результате синтетического этапа обработки были выделены фитоценоны, синтаксономический анализ которых позволил установить 3 ассоциации, 13 субассоциаций и 17 вариантов. Выделение синтаксонов рангом выше ассоциации не проводилось, так как для этого необходимо провести аналогичную обработку растительности болот, смежных с районом исследования территорий, в первую очередь в Белорусском Полесье и в лесостепной части Украины.

Результаты классификации приведены в виде диагностической таблицы, включающей блоки для различения ассоциаций и субассоциаций. Характеризующие таблицы с показом диагноза вариантов и приведением всех встреченных видов за недостатком места не приводятся. Три ассоциации, вероятно, в дальнейшем окажутся синтаксонами более высокого ранга: I) Eriophoretum vaginati, II) Caricetum lasiocarpae, III) Caricetum omskianae (см. таблицу).

Ассоциация Eriophoretum vaginati характеризуется наличием диагностических видов группы Eriophorum vaginatum, в которую, кроме определяющего вида, входят также *Sphagnum cuspidatum* и *S. magellanicum*.[1] Для этой ассоциации характерны также виды группы Oxycoccus palustris (*O. palustris*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Pinus sylvestris*), являющейся общей для первой и второй ассоциаций.

Кроме видов этих двух групп, с довольно высоким постоянством в ценозах первой ассоциации отмечен *Sphagnum fallax* и с невысоким — *S. centrale*, *Polytrichum strictum* Sm. Единично в отдельных ценозах отмечены *Carex dioica* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Drosera intermedia* Hayne и ряд других видов.

Анализ первой ассоциации показывает, что в данном случае, как уже отмечалось, мы, вероятно, имеем дело с одним из вариантов единицы более высокого

---

[1] Названия цветковых растений приводятся по «Визначнику рослин України» (1965), с учетом дополнений и изменений, приведенных в книге С. К. Черепанова (1981), сфагновых мхов — по «Определителю сфагновых мхов СССР» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968), гипновых мхов — по «Определителю лиственных мхов. . .» (Мельничук, 1970).

ранга. Она охватывает ценозы всех олиготрофных болот Украины, составляющих около 3—5% площади болот УССР и находящихся на южной границе их ареала. В эколого-фитоценотической классификации Брадис они выделены в класс формаций олиготрофных болот, который во флористической классификации Браун-Бланке соответствует классу Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43 (Rothmaler, 1976),[2] в него безусловно входит и выделенная нами ассоциация.

В пределах данной ассоциации нами выделено четыре субассоциации: 1) oxycoccetosum microcarpae; 2) ledetosum; 3) scheuchzerietosum; 4) caricetosum lasiocarpae. Первая субассоциация представлена только вариантом typica и имеет диагностические виды, по которым дано ее название (*Oxycoccus microcarpus* и *Sphagnum fuscum*). Она характеризуется (см. таблицу) довольно высокой встречаемостью *Ledum palustre* — вида, общего для I и II ассоциаций. Эта субассоциация объединяет ценозы олиготрофных болот высокой степени олиготрофности, неоднократно описывавшиеся в отечественной болотоведческой литературе. Они характерны для зоны тайги и встречаются в УССР лишь в нескольких болотных массивах. В эколого-флористической классификации Брадис они отнесены к двум формациям — фускум-магелланикум-сфагновой с угнетенным сосновым редколесьем и фускум-сфагновой травяно-кустарничковой, имеющим общий видовой состав и различающимся лишь наличием или отсутствием яруса редколесья. Брадис (Брадіс, 1969) указывает, что в этих ценозах, кроме *Oxycoccus palustris*, встречается также *O. microcarpus*, покрывающая бугры из *Sphagnum fuscum*. В классификации Браун-Бланке такие ценозы выделены в ассоциацию Sphagnetum fusci Luo 26.

Вторая субассоциация — ledetosum, определяющим видом которой является *Ledum palustre*, выступающий здесь в отличие от первой субассоциации как доминант, подразделяется на 2 варианта — typica и Vaccinium uliginosum — по участию последнего вида. Эти варианты включают и редколесные багульниковые ценозы, являющиеся наиболее типичными и распространенными среди олиготрофных болотных сообществ Украины. Севернее и восточнее в зоне тайги участие *Ledum palustre* на этих болотах снижается, а роль *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench возрастает, что было отмечено еще Н. Я. Кацем. «В Полесье, — писал он, — преобладающим кустарничком на сфагновых болотах является *Ledum palustre*, замещающий здесь кассандру. Идя отсюда на восток-северо-восток, мы констатируем постепенное усиление кассандры» (Кац, 1928 : 36). В классификации Брадис эти ценозы выделены в группу ассоциаций сосново-кустарничково-сфагновую сосново-сфагновой формации. В кустарничковом покрове их преобладает *L. palustre*, участие *Vaccinium uliginosum* L. несколько ниже. Лесной характер этих сообществ сказывается на их флористическом составе: имеется примесь лесных видов — *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hill, а также часто встречаются на лесных болотах *Molinia caerulea* (L.) Moench и *Carex nigra* (L.) Reichard. Вариант Vaccinium uliginosum характеризуется более частой встречаемостью *Calluna vulgaris*, именно в этих ценозах отмечена *Chamaedaphne calyculata*, имеющая «островное» распространение на Украинском и Белорусском Полесье (Андрiєнко, Винаєв, 1978). В целом вариант Vaccinium uliginosum менее олиготрофный. В этих ценозах единично встречаются некоторые эвтрофные виды — *Calla palustris* L., *Peucedanum palustre*, *Comarum palustre* — они отличаются также большей увлажненностью. Западная граница ареала *Ledum palustre* проходит по территории ГДР (Hempel, 1975), поэтому западнее ценозы с его участием не выделяются. В Польше они еще достаточно распространены и объединяются в порядок Ledetalia palustris Nordh., 1936 (Medwecka-Kornaś et al., 1977).

Третья субассоциация — scheuchzerietosum — выделяется по наличию характерных видов: *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*. В ценозах этой субассоциации, кроме того, появляются виды группы Carex lasiocarpa (*C. lasiocarpa*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Peucedanum palustre*), характерные для двух других ассоциаций.

---

[2] Здесь и далее классификационные единицы системы Браун-Бланке даны по книге W. Rothmaler (1976).

Диагностическая таблица ассоциаций и субассоциаций болотной растительности Украинского Полесья

Диагностические виды	Ассоциации												
	I. Eriophoretum vaginati				II. Caricetum lasiocarpae					III. Caricetum omskianae			
	субассоциации												
	oxycocceto-sum micro-carpae	ledetosum	scheuchzerie-tosum	caricetosum lasiocarpae	sphagneto-sum centra-lis	sphagneto-sum fallacis	sphagneto-sum obtusi	sphagneto-sum subse-cundi	caricetosum omskianae	calliergonel-letosum cuspidatae	filipendule-tosum ulmariae	typicum	glycerieto-sum fluitan-tis
	число описаний												
	20	31	25	33	43	47	5	12	6	47	9	12	13
Для различения ассоциаций													
Eriophorum vaginatum L.	5	5	5	5	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	5	2	4	2	+	+	—	—	—	—	—	—	—
S. magellanicum Brid.	5	3	4	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus palustris Pers.	5	5	5	5	5	5	5	2	3	—	—	—	—
Andromeda polifolia L.	5	4	4	3	4	+	3	2	2	—	—	—	—
Drosera rotundifolia L.	4	+	2	+	3	2	—	2	—	—	—	—	—
Pinus sylvestris L.	5	5	4	4	2	3	2	—	+	—	—	—	—
Eriophorum gracile Koch	—	+	+	+	3	2	3	4	+	+	—	+	+
Salix lapponum L.	—	—	+	+	+	+	+	2	2	+	—	+	—
Salix myrtilloides L.	—	—	+	+	+	+	2	+	+	—	—	—	—
Carex lasiocarpa Ehrh.	—	—	3	5	5	4	5	5	5	2	+	+	5
Comarum palustre L.	—	+	+	+	3	3	5	3	5	5	4	5	5
Menyanthes trifoliata L.	—	+	3	4	4	3	+	3	4	3	3	4	3
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	—	—	+	+	+	2	3	2	—	3	4	4	—
Lysimachia vulgaris L.	—	—	+	2	+	3	5	3	+	4	3	3	2
Peucedanum palustre (L.) Moench	—	+	—	—	3	3	5	5	5	+	3	2	2
Carex omskiana Meinsh.	—	—	—	—	+	+	—	2	3	5	5	5	5
Salix cinerea L.	—	—	—	—	+	+	—	+	+	3	3	3	4
Lythrum salicaria L.	—	—	—	+	+	+	—	2	2	3	3	3	4
Pedicularis palustris L.	—	—	—	—	+	+	—	4	+	+	2	2	2
Equisetum fluviatile L.	—	—	+	+	+	+	+	+	4	4	3	+	4

Carex appropinquata Schum.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	5	4	2
Caltha palustris L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3	2	3
Mentha arvensis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	+	2
Galium palustre L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	+	+	4
Thelypteris palustris Schott	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4	3	+
Agrostis stolonifera L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	+	—
Ranunculus lingua L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	3	+	+
Cnidium dubium (Schkuhr) Thell.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	2	+
Для различения субассоциаций в асс. I													
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum fuscum (Schimp.) Klinggr.	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ledum palustre L.	4	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Scheuchzeria palustris L.	+	—	3	2	2	+	—	+	3	—	—	—	—
Carex limosa L.	+	—	3	3	2	2	—	—	3	+	—	+	—
Для различения субассоциаций в асс. II													
Sphagnum centrale C. Jens.	—	+	+	2	5	+	—	2	+	—	—	—	—
S. fallax (Klinggr.) Klinggr.	2	5	2	4	+	5	—	—	+	—	—	—	—
S. obtusum Warnst.	—	—	—	+	3	+	5	—	—	—	—	—	—
S. subsecundum Nees	—	—	—	+	+	+	—	5	—	—	—	—	—
Для различения субассоциаций в асс. III													
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	+	—
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	5	+	—
Orchis majalis Reichenb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	3	+	—
Valeriana officinalis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	4	+	—
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	2	+	—
Salix pentandra L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	—	—
Glyceria fluitans (L.) R. Br.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	5
Alisma plantago-aquatica L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	2
Carex riparia Curt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

Примечание. Цифры в таблице означают классы постоянства видов: + — 1—20, 2 — 21—40, 3 — 41—60, 4 — 61—80, 5 — 81—100%.

Эта группа объединяет виды с широкой экологической амплитудой, свойственные эвтрофным и мезотрофным болотам и заходящие также в ценозы данной ассоциации. В субассоциацию scheuchzerietosum входят олигомезотрофные обводненные мочажинные сообщества сфагновых болот, довольно редкие на Украинском Полесье, где они находятся на южной границе распространения. Брадіс (1969) выделила их в шейхцериево-ринхоспорово-сфагновую мезотрофную формацию, характерную для обводненных болот олигомезотрофного типа. В субассоциации scheuchzerietosum два варианта — typica и Carex rostrata, в последнем отмечено большее участие *Carex rostrata* Stokes и *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. Ценозы этой субассоциации имеют комплексный характер — на буграх-повышениях преобладают обычные олиготрофные виды, а в мочажинах — виды более широкой экологии, что и находит отражение во флористическом составе. Во флористической классификации ценозы мочажин отнесены к порядку Scheuchzerietalia palustris Nordh. 36, включающему союз Rhynchosporion albae (W. Koch 26) Tx. 37. Значительный интерес представляет четвертая субассоциация — caricetosum lasiocarpae, в которой представлены диагностические виды трех групп — Eriophorum vaginatum, Oxycoccus palustris и Carex lasiocarpa. В нее включены олигомезотрофные ценозы болотных участков, вступающих в олиготрофную стадию, нередко встречающиеся на сфагновых болотах Украинского Полесья, где на покрове из *Sphagnum fallax* обычно доминируют *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa*. В классификации Брадис эти сообщества не нашли отражения, так как деление проводилось по принципу трофности сообществ и эти ценозы так же, как и эумезотрофные, не были выделены. Во флористической классификации они относятся к ассоциации Eriophoro—Sphagnetum recurvi Hueck 25 союза Sphagnion fusci Br.-Bl. — 20.

Вторая ассоциация — Caricetum lasiocarpae имеет очень слабую представленность характерных видов из группы Eriophorum gracile (*E. gracile*, *Salix lapponum*, *S. myrtilloides*). В большей мере она выделяется по сочетанию двух «налагающихся» тут групп видов Oxycoccus palustris и Carex lasiocarpa, т. е. синтаксономическое обоснование ее включает наличие как группы характерных видов, так и двух «пересекающихся» групп дифференциальных видов, диагностирующих сочетанием. Она выделяется также по отсутствию видов групп Eriophorum vaginatum, Carex omskiana и C. appropinquata. Отсутствие флористической комбинации, свойственной только сообществам мезотрофных болот, — факт, давно известный в болотоведении и отмечавшийся рядом исследователей. Так, Брадис (1972 : 34), в классификации которой мезотрофные болота выделены в класс формаций, отмечает, что «нет ни одного вида, свойственного только переходным болотам, но есть очень малое число видов, встречающихся преимущественно на них, причем эти виды имеют там большое обилие и являются ценозообразователями». К числу этих немногих видов Брадис относит прежде всего *Carex lasiocarpa*. По классификации Браун-Бланке, ценозы мезотрофных болот относятся к союзу Eriophorion gracilis Prsg. ap. Oberd. 57, среди ассоциаций которого есть Caricetum lasiocarpae W. Koch 26.

В составе ассоциации Caricetum lasiocarpae мы выделяем пять субассоциаций — sphagnetosum centralis, s. fallacis, s. obtusi, s. subsecundi и caricetosum omskianae, отражающих разные стадии развития мезотрофных болот в направлении уменьшения олиготрофизации. В этих субассоциациях постепенно снижается роль видов группы Oxycoccus palustris и в целом возрастает участие видов группы Carex lasiocarpa, хотя участие самой *C. lasiocarpa* остается неизменно высоким. Для ценозов последних двух субассоциаций характерно «наложение» на виды группы C. lasiocarpa видов группы C. omskiana (*C. omskiana*, *Salix cinerea*, *Lythrum salicaria*, *Pedicularis palustris*, *Equisetum fluviatile*), свойственной в основном эвтрофным болотам. Объясняется это тем, что данные субассоциации объединяют ценозы мезоэвтрофного характера — более развитые с покровом из *Sphagnum subsecundum* Nees, выделенные Брадис в осоково-сфагновую эвтрофную формацию, и менее развитые, т. е. только вступающие в мезотрофную стадию без установившегося сфагнового покрова, где основную роль играют еще доминанты эвтрофных болот. Такие ценозы, как уже указывалось, не вошли в эколого-фитоценотическую классификацию болотной растительности Украины.

Третья ассоциация — Caricetum omskianae имеет характерные виды диагностических групп Carex omskiana и C. appropinquata. Последняя объединяет типичные эвтрофные виды (*C. appropinquata*, *Caltha palustris*, *Mentha arvensis*, *Galium palustre*, *Thelypteris palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus lingua*, *Cnidium dubium*). То, что виды группы Carex omskiana заходят в предыдущую ассоциацию и служат там критерием выделения двух субассоциаций, не снижает диагностической роли этой группы, так как именно в условиях одноименной ассоциации она имеет эколого-ценотический оптимум, максимальное постоянство и доминирование.

В ассоциации Caricetum omskianae 4 субассоциации. Субассоциация calliergonelletosum cuspidatae объединяет ценозы кочкарных осок с покровом из гипновых мхов, которые формируются при меньшем, чем в безмоховых ценозах кочкарных осок, увлажнении, обычно застойном, и наличии значительного слоя торфа. Такие сообщества объединены Брадис (1963) в кочкарно-осоково-гипновую формацию, позже (Брадіс, 1969) они вместе с корневищно-осоково-гипновыми сообществами включены в осоково-гипновую формацию.

Один из вариантов субассоциации — carex rostrata объединяет ценозы с содоминированием этого вида, т. е. образованные кочкарными и корневищными осоками с моховым покровом. Такие сообщества в эколого-фитоценотической классификации не отражены, хотя существование их Брадис отмечает. Вариант Eriophorum angustifolium объединяет несколько более обедненные по минеральному питанию с застойным увлажнением ценозы, где увеличивается обилие *Calla palustris*, *Cardamine dentata* Schult., всегда очень хорошо развит моховой покров. Вариант Phragmites australis объединяет более увлажненные сообщества, где возрастает роль *Agrostis stolonifera* и несколько снижается роль кочкарных осок.

Субассоциация typicum включает сообщества кочкарных осок без гипнового покрова, которые формируются при значительном малопроточном увлажнении и являются одними из наиболее распространенных на Украинском Полесье. В прошлом, до мелиоративных работ эти сообщества со специфическим аспектом, образованным хорошо развитыми кочками осок, достигающих более 1 м высоты, покрывали многие заболоченные поймы Полесья. В 1963 г. Брадис выделила их в кочкарно-осоковую ассоциацию, а в 1969 г. вместе с ценозами корневищных осок — в подгруппу осоковых болот группы формаций травяных болот, хотя в тексте (Брадіс, 1969 : 71) автор по-прежнему указывает на то, что «кочкарно-осоковые и корневищно-осоковые группировки очень хорошо отличаются друг от друга». В вариант Carex appropinquata данной субассоциации выделены близкие по характеру ценозы с доминированием либо содоминированием этого вида.

Субассоциация — filipenduletosum ulmariae, которой свойственно наличие группы диагностических видов *Filipendula ulmaria*, *Orchis majalis*, *Valeriana officinalis*, *Alnus glutinosa*, *Salix pentandra*, объединяет кустарниково-осоковые ценозы, образовавшиеся на месте сведенных ольшаников. Они формируются в условиях богатого питания и небольшого затенения травяного яруса из-за разреженного древесного или кустарникового ярусов. По флористическому составу они очень близки к ольховым болотам, дериватами которых они являются и к союзу которых (Alnion glutinosae (Malc. 29) Meijer Drees 36), вероятно, относятся. В составе этой субассоциации мы выделим два варианта — typica и Phragmites australis. Последний объединяет высокотравно-осоковые дериваты ольшаников, в них возрастает роль, кроме *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., также *Valeriana officinalis*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*.

Субассоциация glycerietosum fluitantis объединяет осоковые сообщества, сформировавшиеся в условиях большей, чем в других субассоциациях, проточности, значительного увлажнения и богатого питания. Кроме *Glyceria fluitans*, в их составе отмечены такие прибрежные виды, как *Alisma plantago-aquatica*, *Carex riparia*; роль осок несколько снижается, особенно *C. appropinquata*, которая обычно встречается в менее обводненных, чем *C. omskiana*, ценозах. Эти малораспространенные манниково-осоковые ценозы являются переходом к прибрежно-водной растительности, не рассматриваемой в настоящей работе; при введении их в классификацию они составят промежуточное звено.

В классификации Браун-Бланке ценозы крупных осок, в том числе *C. omskiana* и *C. appropinquata*, объединены в союз Magnocaricion elatae W. Koch 26. Некоторые из входящих в него ассоциаций, например Caricetum elatae W. Koch 26 (*C. omskiana* рассматривается в настоящее время как форма *C. elata* All.), включают классификационные единицы, выделенные нами в данной ассоциации, в частности отнесенные к субассоциациям typicum и calliergonelletosum cuspidatae. Ценозы, объединенные в субассоциацию filipenduletosum ulmariae, как указывалось, войдут, вероятно, в союз Alnion glutinosae, а субассоциация glycerietosum fluitantis — в прибрежно-водную растительность.

Анализ полученных результатов показывает, что во флористической классификации выделились те же три основных «блока», условно называемых в данной статье ассоциациями — эвтрофных, мезотрофных и олиготрофных болот, что и в эколого-фитоценотической классификации Брадис. Это вполне понятно, так как переход болота в следующую стадию развития сопровождается сменой флористического состава, а мезотрофные и олиготрофные болотные сообщества занимают узкую экологическую нишу, где может произрастать лишь ограниченное количество видов. Выделенные нами условные ассоциации представляют собой высшие синтаксономические ранги флористической классификации. Внутри них выделены единицы, близкие к единицам эколого-фитоценотической классификации. Как и следовало ожидать, объем единиц флористической и доминантной классификаций различен: в первой он на несколько порядков выше. Ассоциации соответствуют классам формаций в классификации Брадис (1969), субассоциации — в основном рангу формаций, иногда — группе ассоциаций.

Наибольшее расхождение между сравниваемыми классификациями следует отметить в группе мезотрофных болот. Это объясняется тем, что флористический состав цветковых этих сообществ беден и сходен в разных единицах этой группы. Поэтому во флористической классификации фитоценоны были выделены по преобладающему виду сфагновых мхов, что отражает постепенную олиготрофизацию сообществ. Это не совпадает с проведенным Брадис делением по доминантам травяного яруса, отражающим физиономичность сообществ, а не их место на градиенте трофности.

В связи с тем, что данная работа была выполнена с целью выяснения возможности построения флористической классификации болот Украинского Полесья и сравнения ее с имеющейся классификацией Брадис (1963; Брадіс, 1969), в нее, естественно, вошли только основные, наиболее типичные сообщества, представляющие собой 3 стадии развития болот. Для создания полной классификационной схемы болотной растительности Украинского Полесья необходимо, как указывалось, провести исследования такого плана на прилегающих с севера и юга территориях — Белорусском Полесье и Лесостепи.

ЛИТЕРАТУРА

А н д р і є н к о Т. Л., В и н а є в Г. В. (1978). Поширення і еколого-ценотичні особливості *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench на Прип'ятському Поліссі. Укр. бот. ж., 35, 4. — Б о ч М. С., М а з и н г В. В. (1979). Экосистемы болот СССР. Л., Наука. — Б р а д и с Е. М. (1963). Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. Уч. зап. Тартуск. унив., 145. — Б р а д і с Є. М. (1969). Рослинний покрив боліт УРСР. В кн.: Рослинність УРСР, Київ, Наукова думка. — Б р а д и с Е. М. (1972). Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., Наука. — В и з н а ч н и к рослин України. (1965). Киев, Урожай. — К а ц Н. Я. (1928). О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиональной зональности. Тр. Бот. н-и. инст. при физ.-мат. фак. МГУ. — М е л ь н и ч у к В. М. (1970). Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, Наукова думка. — М и р к и н Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — М и р к и н Б. М., Р о з е н б е р г Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — М і р к і н Б. М., Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р. (1979). Актуальні питання класифікації рослинності. Укр. бот. ж., 36, 6. — М и р к и н Б. М., Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р. (1980). Об экологических классификациях растительности. В кн.: Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа, Изд. БФ АН СССР. — С а в и ч - Л ю б и ц к а я Л. И., С м и р н о в а З. Н. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. Л., Наука. — Ц и н з е р л и н г Ю. Д. (1938). Растительность бо-

лот. В кн.: Растительность СССР, I. М.; Л., Изд. АН СССР. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Кузьмичов А. I., Андрієнко Т. Л. (1980). Історичні світи вільхових лісів Поліської низовини. Укр. бот. ж., 37, 3. — Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensoziologie. Wien—N. Y. — Hempel W. (1975). Geschützte Pflanzen. In: Hempel W., Schiemenz H. Unsere geschützten Pflanzen und Tiere. Leipzig etc., Urania-Verlag. — Medwecka-Kornaś A., Kornaś J., Pawlowski B., Zarzycki K. (1977). Przeglad zbiorowisk roślinnych ladowych i slodkowodnych. In: Szata roślinna Pólski, 1. Warszawa. Państwowe Wydawnictwo Naukowe. — Rothmaler W. (1976). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 V 1981.

УДК 581.9 : (22) (268.55)

Т. М. Заславская, Т. В. Плиева

ФЛОРА ОСТРОВА ЧЕТЫРЕХСТОЛБОВОГО (АРХИПЕЛАГ МЕДВЕЖЬИ ОСТРОВА, ВОСТОЧНО-СИБИРСКОЕ МОРЕ)

T. M. ZASLAVSKAYA, T. V. PLIEVA. FLORA OF THE CHETYRYOKHSTOLBOVOY ISLAND (MEDVEZHY ISLANDS ARCHIPELAGO, THE EAST-SIBERIAN SEA)

Приводится аннотированный список видов сосудистых растений, насчитывающий 112 таксонов. Кратко обсуждаются особенности флоры острова.

Летом 1980 г. (с 28 июля по 12 августа) авторам удалось посетить о. Четырехстолбовой в архипелаге Медвежьи о-ва и провести инвентаризацию флоры сосудистых растений.

О. Четырехстолбовой, расположенный в 140 км к северу от устья р. Колымы, представляет собой небольшой участок суши размером приблизительно 18 км^2 (длина острова около 10, максимальная ширина — около 2.5 км) с преобладающими высотами 20—30 (до 80—120) м над ур. м.

Климат острова морской, арктический. Безморозный период отсутствует, ночные заморозки обычны в любое время вегетационного периода, который длится здесь не более 50—70 дней. Средняя температура воздуха в июле 2.1, а максимальная, зарегистрированная на острове, — 23.0 °С; в летнее время обычны морские туманы, среднемноголетнее число солнечных дней в июле—августе составляет всего 2.5.[1]

Основная часть острова сложена гранитами, во многих местах перекрытыми четвертичными отложениями лёссовидной структуры. Равнинный рельеф лишь в восточной части нарушается группой столбообразных скал-останцов и крупноглыбистыми россыпями. Эрозия вечномерзлых толщ четвертичных отложений привела к образованию многочисленных крупных и глубоких оврагов и ложбин вдоль всей береговой линии, где в зимнее время скапливается много снега, тающего в течение всего вегетационного периода. Набор экотопов на острове невелик. Немногочисленные узкие полоски песчаных и галечных береговых пляжей в основном лишены растительности. Лишь в наиболее широких местах на песчаных косах довольно обильны *Leymus interior* и *Potentilla hyparctica*, а здесь же в депрессиях — типичные прибрежные группировки с *Puccinellia phryganodes*, *Dupontia psilosantha*, *Carex ursina*, *Stellaria humifusa* и др. Слабо заселены также береговые обрывы и борта интенсивно растущих оврагов, в которых развиты мощные массивы байджарахов. На склонах морского бе-

[1] Климатические данные приводятся по «Прикладному климатологическому справочнику Северо-Востока СССР» (1960).

рега можно встретить *Trisetum spicatum*, *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, *Festuca brachyphylla*, *Carex maritima*, *Lloydia serotina*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium maximum*, *Ranunculus nivalis*, *Parrya nudicaulis*, *Draba arctica*, *D. subcapitata*, *Saxifraga nivalis*, *Antennaria friesiana* и др.

На большей части равнинных участков острова преобладают мелкобугорковые кустарничково-травяно-лишайниково-моховые тундры, где основными доминантами в разных комбинациях и соотношениях выступают *Salix polaris*, *S. phlebophylla*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, иногда в заметном обилии отмечаются маки. Среди каменистых россыпей и на выходах щебня состав группировок почти тот же — уменьшается лишь степень покрытия видами, а мхи и лишайники образуют отдельные немногочисленные подушки.

Сведения о флоре о. Четырехстолбового до недавнего времени оставались довольно скудными. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР имеется небольшая (41 вид) коллекция растений, собранная в 1952 г. аэрологом полярной станции А. М. Даниловым.[2] Летом 1971 г. на островах архипелага Медвежьи о-ва (в том числе и на о. Четырехстолбовом) провела флористические сборы М. И. Максимова. К сожалению, в опубликованной ею работе (Максимова, 1975) для многих видов не указано, на каком именно острове архипелага собрано растение, что затрудняет использование этих материалов для целей сравнительной флористики и фитохорологии.[3] Флористическое обследование о. Четырехстолбового летом 1980 г. позволило авторам составить полный список флоры острова, включающий 112 видов и подвидов. Список растений о. Четырехстолбового представляет фитогеографический интерес, поэтому авторы предлагают его к опубликованию с краткими комментариями. Названия видов и подвидов в списке приводятся по «Арктической флоре СССР» (1960—1980) и «Обзору географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры» (Юрцев и др., 1979).

Equisetum arvense L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm. — Нечасто; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, в травяно-моховых тундрах у ручьев, у водотоков, на склонах и днищах оврагов.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — Нередко; в пятнистых травяно-кустарничковых моховых тундрах на бровках берега.

H. pauciflora R. Br. — Часто; в пушицево-осоковых моховых тундрах на днищах оврагов, в нивальных группировках по берегам ручьев.

Alopecurus alpinus Smith ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — Обычно; во влажных травяных и кустарничковых моховых тундрах. Доминирует в группировках вокруг озерков, на днищах оврагов, в полосах стока на пологих склонах берегов.

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. — Часто; преимущественно в вегетативном состоянии, в полосах стока на пологих береговых склонах, вдоль водотоков, реже у нор грызунов. Большинство растений одновременно имеют признаки *A. arundinacea* и *A. latifolia*.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. ssp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk. — Нечасто; по береговым откосам.

C. kolymensis Kom. — Редко; на бровках берега.

C. holmii Lange. — Обычно; в злаковых луговинах у нор, на склонах байджарахов, часто в бугорковых кустарничковых мохово-лишайниковых тундрах.

Trisetim spicatum (L.) K. Richt. — Нередко; на сухих мелкоземистых склонах южного берега острова, в злаково-ивково-разнотравных тундрах.

Poa pratensis L. ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit. — Редко; в полосах стока, во влажных тундрах на пологих берегах.

P. pratensis ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel. — Нередко; у байджарахов, на влажных денудированных участках острова, на песчаной морской косе.

P. arctica R. Br. — Обычно и почти повсеместно, кроме нивальных участков с очень долгим залеживанием снега.

P. malacantha Kom. — Редко; в сухих пятнистых тундрах.

---

[2] Авторы имели возможность изучить все образцы этой коллекции.

[3] Коллекция растений, собранная М.И. Максимовой на Медвежьих о-вах, до сих пор не инсерирована в Гербарии БИНа и недоступна для изучения.

Dupontia fisheri R. Br. — Нередко; на морской песчано-галечной косе, в травяных тундрах за береговым валом.

D. psilosantha Rupr. — Часто; на заболоченных днищах оврагов, по берегам водоемов, на морской песчаной косе, нередко растет чистыми зарослями.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — Часто; на заболоченных днищах оврагов, в водоемах; нередко образует чистые заросли.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — Часто; на песчаных морских косах, пляжах, на байджарахах, в нивальных группировках, на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах.

Puccinellia borealis Swall. ssp. *neglecta* Tzvel. — Часто; на песчаной морской косе, на прибрежных склонах, на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, у жилищ.

P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr. ssp. *asiatica* (Hadač et A. Löve) Tzvel. — Редко; на песчаной морской косе.

P. tenella (Lange) Holmb. s. l. — Редко; на песчаной морской косе.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil. — Часто; в злаково-разнотравных группировках на склонах южного берега острова, на байджарахах.

F. hyperborea Holmen. — Нередко; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — Часто; на песчаной морской косе, на байджарахах, вдоль южного берега острова.

Eriophorum polystachion L. — Часто; в осоково-пушицевых тундрах на днищах оврагов и по берегам водоемов.

E. medium Anderss. — Часто; в осоково-пушицевых тундрах на днищах оврагов, по берегам водоемов, в мохово-кустарничковых тундрах и на песчаных морских косах.

E. scheuchzeri Hoppe. — Нередко; в травяно-моховых группировках на днищах оврагов.

E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve. — Редко; в сырых мохово-травяных тундрах на днищах оврагов.

E. vaginatum L. — Редко; в руслах ручьев на пологих склонах.

Carex glareosa Wahlenb. — Очень редко; на морской песчаной косе.

C. lugens H. T. Holm. — Часто; почти повсеместно.

C. maritima Gunn. ssp. *setina* (Christ) Egor. — Редко; на сухих мелкоземистых склонах южного берега острова.

C. stans Drej. — Редко; в сырых осоково-пушицевых тундрах на днищах оврагов.

C. subspathacea Wormsk. ex Hornem. — Редко; на песчаной морской косе, у озерка.

C. tripartita All. — Часто; на песчаной морской косе, на пологих мелкоземистых склонах берегов острова.

C. ursina Dew. — Редко; на песчаной морской косе.

Juncus biglumis L. — Часто; на голых глинистых пятнах в полосах стока, в пятнистых бугорковых тундрах.

Luzula confusa Lindeb. — Обычно; почти повсеместно, доминирует в бугорковых кустарничково-ожиковых моховых тундрах.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — Часто; по руслам водотоков, на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах; содоминант во влажных ивково-осоково-ожиковых лишайниково-моховых тундрах.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. — Редко; в сырых мохово-кустарничковых и нивальных тундрах вдоль водотоков.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — Нередко; на склонах оврагов и байджарахов.

Salix ovalifolia Trautv. ssp. *glacialis* (Anderss.) Jurtz. et Petrovsky. — Редко; на песчаной морской косе.

S. phlebophylla Anderss. — Часто; на хорошо дренированных участках в бугорковых, пятнистых, мохово-кустарничковых тундрах; на склонах оврагов, на морской песчаной косе.

S. polaris Wahlenb. — Часто; на нивальных местообитаниях, доминирует в осоково-ивковых моховых тундрах в полосах стока на пологих склонах; нередко в бугорковых тундрах, на морской песчаной косе.

S. pulchra Cham. — Редко; в защищенных местах на песчаной морской косе за береговым валом.

S. reptans Rupr. — Обычно; в бугорковых, пятнистых, ивково-ожиковых лишайниково-моховых тундрах.

S. reticulata L. — Часто; в травяно-ивковых моховых тундрах вдоль водотоков, по пологим склонам оврагов, на нивальных участках в полосах стока, на береговых склонах.

S. sphenophylla A. Skvorts.— Часто; в мохово-лишайниковых травяно-кустарничковых тундрах, на мелкоземе среди каменных глыб, на песчаной морской косе, по склонам оврагов.

Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. et Spreng.) Petrovsky. — Редко, в травяно-кустарничковых моховых тундрах.

P. viviparum L. — Редко; в нивальных тундрах по берегам ручьев и склонам оврагов.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — Обычно; почти повсеместно.

S. crassifolia Ehrh. — Редко; в русле ручья на дне оврага, в моховой дернине.

S. crassipes Hult. — Редко; у водотоков.

S. humifusa Rottb. — Обильно; на песчаной морской косе, на пологих спусках к морю.

S. edwardsii R. Br. — Редко; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. — Часто; почти повсеместно, кроме нивальных и заболоченных участков.

C. maximum L. — Часто; на сухих мелкоземистых южных береговых склонах, на байджарахах, у нор песцов.

Sagina intermedia Fenzl. — Нечасто; обильно на песчаных наносах морской косы, за береговым валом.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. — Редко; на песчаной осыпи южного склона берега острова, в сухой куртинной дриадовой тундре.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. — Часто; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, на склонах байджарахов.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. — Часто; по всему острову, избегает заболоченные участки.

Caltha caespitosa Schipcz. — Редко; обильно по берегам ручьев, водоемов, на заболоченных днищах оврагов.

Ranunculus affinis R. Br. — Часто; на осыпях береговых склонов, на склонах байджарахов, по травянистым бортам оврагов, в нивальных тундрах вдоль ручьев; в сухих разнотравно-ожиковых и злаковых сообществах на бровках береговых склонов.

R. hyperboreus Rottb. ssp. *hyperboreus*. — Часто; в водоемах, в моховой дернине по берегам ручьев.

R. gmelinii DC. — Редко; в мочажинах у водотоков.

R. nivalis L. — Часто; вдоль ручьев, в оврагах, в полосах стока, на нивальных участках по склонам оврагов и берегов острова.

R. pygmaeus Wahlenb. — Часто; на нивальных участках с очень длительным залеживанием снега, в полосах стока, в ложбинах между байджарахами, на склонах оврагов.

R. sabinii R. Br. — Обычно; в бугорковых и пятнистых тундрах. Часто на склонах оврагов, береговых обрывов, на байджарахах, на морских пляжах.

R. sulphureus C. J. Phipps. — Редко; в нивальных группировках и по берегам ручьев.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. s. l. — Часто; в сырых, слабозадернованных травяно-кустарничковых пятнистых тундрах, на байджарахах, у подножья склонов.

P. polare (Tolm.) Perf.— Часто; в слабозадернованных травяно-кустарничковых тундрах, на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, на бровках береговых склонов.

P. radicatum Rottb. s. l. — Часто; в слабозадернованных травяно-кустарничковых пятнистых тундрах, на склонах оврагов, байджарахов.

Eutrema edwardsii R. Br. — Часто; по берегам водотоков.

Cardamine bellidifolia L. — Часто; на нивальных участках, по берегам ручьев, в травяно-кустарничковых моховых тундрах, на байджарахах.

C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz. — Редко; в сырых осоково-пушицевых моховых тундрах в оврагах, по берегам озерков на песчаной морской косе.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. — Часто; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, на дренированных участках бровок береговых склонов.

Draba alpina L. — Редко; в нивальных группировках, в кустарничково-моховых тундрах.

D. arctica J. Vahl. — Нечасто; на крутых откосах морского берега южной экспозиции.

D. arctogena (Ekman) Ekman. — Обычно; в сухих бугорковых тундрах и на откосах морского берега.

D. fradnizensis Wulf. — Редко; в полосах стока, в кустарничково-травяных моховых тундрах.

D. groenlandica Ekman. — Нередко; на откосах морского берега, байджарахах.

D. hirta L. s. l. — Редко; на склонах оврагов, байджарахах.

D. juvenilis Kom. — Нередко; по берегам оврагов, на пологих склонах морского берега, в травяно-моховых тундрах, у водотоков.

D. pauciflora R. Br. — Нередко; в полосах стока среди моховой дернины, в нивальных группировках, в верхних частях склонов.

D. lactea Adams. — Нечасто; в нивальных тундрах, на склонах оврагов, байджарахах.

D. oblongata R. Br. ex DC. — Обычно; в пятнистых кустарничково-моховых тундрах, на откосах морского берега и склонах оврагов, в полосах стока.

D. pseudopilosa Pohle. — Обычно; в сырых тундрах в полосах стока, вокруг водоемов, в нивальных группировках.

D. subcapitata Simm. — Нечасто; на крутых откосах морского берега, на пятнах мелкозема.

Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. — Редко; в сырых осоково-пушицевых моховых тундрах у водоемов.

C. groenlandica L. — Часто; на морских косах, в ложбинах байджарахов, в оврагах, у подножий склонов.

Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky. — Часто; на песчаной морской косе, на пологих мелкоземистых склонах к морю.

S. cespitosa L. — Часто; в травяно-кустарничковых моховых бугорковых и пятнистых тундрах, на склонах оврагов, байджарахов.

S. cernua L. — Редко; в сырых полосах стока, в руслах ручьев, оврагах, на береговых откосах.

S. foliolosa R. Br. — Редко; вдоль водотоков, в сырых мохово-кустарничковых тундрах.

S. hirculus L. s. l. — Очень редко; в ложбинах между байджарахами.

S. nivalis L. — Часто; на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, в слабозадернованных травяно-кустарничковых тундрах, на береговых откосах морского берега, на байджарахах.

S. serpyllifolia Pursh. — Часто; в сырых моховых травяно-ивковых тундрах.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith. — Редко; в пятнистых травяно-кустарничковых слабозадернованных тундрах, на откосах морского берега.

Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries. — Редко; в сырой осоково-пушицевой тундре на днище оврага.

Potentilla hyparctica Malte. — Часто; в пятнистых, бугорковых, мохово-травяно-кустарничковых тундрах, на песчаной морской косе.

Dryas punctata Juz. — Часто; в пятнистых, бугорковых тундрах; иногда образует дриадовые тундры.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — Очень редко; найден однажды в мохово-осоковой тундре на днище оврага.

Androsace septentrionalis L. — Редко; на сухих южных откосах морского берега, в разнотравно-ожиковых сообществах.

Pedicularis hirsuta L. — Часто; в моховых травяно-кустарничковых тундрах, на пятнах мелкозема в пятнистых тундрах, в нивальных группировках вдоль ручьев.

P. sudetica Willd. ssp. *albolabiata* Hult. — Нечасто; в сырых травяно-кустарничковых тундрах.

P. sudetica ssp. *interioroides* Hult. — Часто; во влажных моховых травяно-кустарничковых тундрах, у ручьев, в полосах стока.

Valeriana capitata Pall. ex Link. — Нередко; в пятнистых и бугорковых тундрах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman, s. l. — Часто; на южных откосах морского берега и у байджарахов.

Artemisia tilesii Ledeb. — Часто; на склонах оврагов, байджарахов, на сухих теплых склонах южной экспозиции.

Nardosmia frigida (L.) Hook.— Редко; во влажных мохово-кустарничковых тундрах в водораздельной части острова.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — Часто; в пятнистых бугорковых, травяно-кустарничковых моховых тундрах, на склонах оврагов, байджарахов.

S. congestus (R. Br.) DC. — Очень редко; на южных береговых склонах.

Taraxacum cf. *lateritium* Dahlst. — Часто; на склонах оврагов, байджарахов, на откосах морского берега, на песчаной морской косе.

T. sibiricum Dahlst. — Часто; на нивальных участках у ручьев, на склонах оврагов.

Кроме перечисленных выше данных о 112 видах, подтвержденных документальными гербарными материалами, имеются сведения о нахождении на острове других таксонов. В частности, в цитируемой выше работе Максимовой (1975) для о. Четырехстолбового приводятся следующие виды: *Equisetum variegatum*, *Koeleria asiatica*, *Leymus villosissimus*, *Eriophorum russeolum*, *Kobresia bellardii*, *Carex podocarpa*, *Juncus articulatus*, *Luzula multiflora* ssp. *kjellmaniana*, *Salix nummularia*, *Polygonum laxmannii*, *Stellaria peduncularis*, *Sagina saginoides*, *Honckenya peploides* ssp. *diffusa*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosa*, *Caltha arctica*, *Ranunculus japonicus*, *R. turneri*, *Papaver angustifolium*, *Draba glacialis*, *Potentilla uniflora*, *Pedicularis amoena*. Несмотря на тщательные поиски, нами эти виды не были найдены.

Кроме того, в той же публикации упоминаются как встречающиеся на всех островах архипелага *Arctagrostis arundinacea*, *Deschampsia borealis*, *Poa abbreviata*, *P. malacantha* var. *vivipara*, *P. pauciflora*, *P. pseudoabbreviata*, *Puccinellia angustata*, *Cerastium regelii*, *Minuartia biflora*, *Arenaria capillaris*, *Batrachium trichophyllum*, *Ranunculus pallasii*, *Papaver pulvinatum*, *Draba barbata*, *D. borealis*, *D. cinerea*, *D. pilosa*, *D. pohlei*, *D. prosorowskii*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. oppositifolia*. Эти виды также не найдены нами на острове.

Таким образом, во флоре острова достоверно известны 112 видов сосудистых растений. Флора о. Четырехстолбового по сравнению с равнинно-тундровыми флорами близлежащих материковых территорий выглядит значительно обедненной. Это обусловлено несколькими факторами, среди которых важнейшее значение имеют широтное положение острова, его незначительные размеры и специфика островного климата — более сурового, нежели климат любого участка на материковом побережье Восточно-Сибирского моря. На остальных островах архипелага отмечено еще не менее 50 видов, отсутствующих на о. Четырехстолбовом, что свидетельствует о том, что фактором, существенно ограничивающим состав флоры о. Четырехстолбового, является не только климат. Причиной бедности флоры острова являются очень малые его размеры и в определенной степени характер и литологический состав почвообразующих пород. Систематическая структура флоры и соотношение в ней отдельных географических групп (см. таблицу) дают основание рассматривать флору о. Четырехстолбового как равнинную флору арктического типа, сильно обедненную, но в общих чертах очень близкую к равнинной арктической флоре северной

Соотношение географических групп во флорах

Долготные и широтные географические группы	О. Четырехстолбовой		Устье р. Крестовой *		Устье р. Чукочьей **		О. Айон ***		Тундровая часть Приморской низменности, % **
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	
Циркумполярная	61	54.5	57	42.9	55	57.9	87	42.2	57.0
Евразиатская	5	4.5	4	3.0	3	3.3	8	3.9	3.0
Сибирская	2	1.8	2	1.5	1	1.0	7	3.4	7.0
Восточно-сибирская	4	3.5	5	3.8	2	2.1	12	5.8	8.0
Чукотская	2??	1.8	4	3.0	1	1.0	9	4.4	1.0
Сибирско-западноамериканская	8	7.1	11	8.3	9	9.5	13	6.3	4.0
Евразиатско-западноамериканская	6	5.4	12	9.0	7	7.4	15	7.3	0.5
Чукотско-американская	4	3.5	2	1.5	1	1.0	7	3.4	—
Восточносибирско-американская	2	1.8	3	2.3	1	1.0	3	1.5	6.0
Чукотско-американо-европейская	2	1.8	2	1.5	1	1.0	5	2.4	—
Чукотско-западноамериканская	3	2.7	7	5.2	—	—	8	3.9	—
Восточносибирско-западноамериканская	7	6.2	14	10.5	8	8.4	20	9.7	3.0
Сибирско-американская	6	5.4	8	6.0	5	5.4	11	5.3	11.0
Амфиокеаническая	—	—	2	1.2	1	1.0	1	0.5	—
Всего видов	112		133		95		206		281
Арктическая	34	30.4	29	21.8	15	15.8	40	19.4	
Метаарктическая	21	18.7	29	21.8	17	17.9	43	20.9	
Арктоальпийская	30	26.8	30	22.6	25	26.3	37	18.0	
Арктическая фракция в сумме . . .	85	75.9	88	66.2	57	60.0	120	58.3	51.0
Гипоарктическая	12	10.7	23	17.3	17	17.9	30	14.6	
Гипоаркто-монтанная	6	5.4	13	9.8	9	9.5	31	15.0	
Гипоарктическая фракция в сумме	18	16.1	36	27.1	26	27.4	61	29.6	22.0
Арктобореальная	9	8.0	9	6.8	11	11.6	22	10.7	
Бореальная	—	—	—	—	1	1.0	3	1.4	
Бореальная фракция в сумме . . .	9	8.0	9	6.8	12	12.6	25	12.1	27.0
Всего видов	112		133		95		206		281

* По данным Т. М. Заславской (1982).
** По данным Т. Ф. Галактионовой (1978).
*** По данным В. В. Петровского, Т. М. Королевой (1980).

части Колымской низменности (Галактионова, 1978). От равнинных флор приморских районов Западной Чукотки флора о. Четырехстолбового отличается почти полным отсутствием характерных чукотских и чукотско-западноамериканских видов. В связи с этим есть основания отнести флору острова к восточно-сибирскому типу, определив таким образом территорию острова как часть Восточно-сибирской флористической провинции.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1980). Л., Наука. — Галактионова Т. Ф. (1978). Конспект флоры сосудистых растений. В кн.: Сезонная и погодовая динамика фитомассы в субарктической тундре. Новосибирск, Наука. — Заславская Т. М. (1982). Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка). Бот. ж., 67, 2. — Максимова М. И. (1975). О флоре Медвежьих островов (Северо-Восточная Сибирь). Нов. сист. высш. раст., 12. — Петровский В. В., Королева Т. М. (1980). К флоре побережий Восточно-Сибирского моря. Бот. ж., 65, 1. — Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. (1960). Магадан, Гидрометеоиздат. — Юрцев Б. А.,

Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1 и 2. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5 и 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 X 1981.

УДК 511.1 : 576.16 (154.5)

С. И. Макарова

СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ ОПИСАНИЯ ЗАВИСИМОСТИ ЧИСЛА ВИДОВ ВО ФЛОРЕ ОТ РАЗМЕРА ПЛОЩАДИ

S. I. MAKAROVA. A COMPARISON OF SOME MATHEMATICAL MODELS DESCRIBING THE DEPENDENCY OF SPECIES NUMBER IN THE FLORA ON THE SIZE OF THE AREA

Проведено сравнение трех уравнений: Аррениуса, Глизона и Уранова, применяемых для описания зависимости числа видов во флоре от размера площади. Показано, что уравнение Уранова описывает эту зависимость наилучшим образом, а уравнение Аррениуса наихудшим. Обсуждены границы применимости каждой из моделей.

Во флористических исследованиях было установлено, что число видов увеличивается с возрастанием площади. Если сравнивать флоры территорий различного размера, но более или менее сходные по разнообразию условий, то большей территории обычно соответствует более богатая флора (подробно с историей этого вопроса можно ознакомиться в работе А. А. Корчагина, 1964). Важным этапом в познании зависимости числа видов от площади стали исследования S. Arrhenius (1920, 1923). Он предложил эмпирическую формулу, связывающую число видов и площадь: $(y/y_1)^n = x/x_1$, где y и y_1 — число видов соответственно на площадях x и x_1, а n — константа, характеризующая ассоциацию. Эта формула легко преобразуется в уравнение: $y = y_1 x^{1/n}$, где y_1 — число видов на единице площади (видовая насыщенность). Проверка формулы Аррениуса показала, что эмпирически найденное число видов на площадях малого размера хорошо совпадает с теоретически вычисленным. Для больших же площадей теоретический расчет дает числа видов, превышающие фактические. Это побудило H. Gleason (1925) вновь исследовать этот вопрос; он обратил внимание на то, что если построить график «числа видов—площадь», отложив по оси ординат, как это делают обычно, число видов, а по оси абсцисс вместо площадей — их логарифмы, то в пределах изученного им интервала площадей (от 1 до 256 м^2) точки расположатся на прямой линии. Это означает, что $y = a + b \ln x$, где y — число видов, a — число видов на единице площади; b — константа, характеризующая данный фитоценоз. Разными исследователями (Williams, 1943, 1964; Evans et al., 1955) были предложены также и другие формулы для описания этой зависимости, но они не получили столь широкого распространения, как две первые.

Интерес к изучению этой зависимости велик и у геоботаников, и у флористов. У флористов интерес к этой проблеме усилен двумя аспектами: а) необходимостью сравнивать флоры, различные по площади территорий; б) применимостью метода конкретных флор для исследования малоизученных районов. А. И. Толмачев (1941) отмечал, что своеобразие каждой большой страны слишком затрудняет оценку того, в какой степени равенство площади отражает равноценность сравниваемых территорий в ботаническом смысле. Но эмпирические формулы, по его мнению, не могут помочь в выяснении этого вопроса.

В геоботанике вопрос о зависимости числа видов от размера площади в теоретическом плане разработан более, чем во флористике. Первой попыткой построения количественной теории зависимости числа видов от размера площади

была работа H. Kylin (1926), но он исходил из неверного представления о полной случайности распределения особей по площади фитоценоза. А. А. Уранов (1966) построил модель этой зависимости. В своем теоретическом выводе функции число видов—площадь он учитывал условия существования. Эти условия он разделил на две категории: среду абиотическую и среду биотическую. Под биотической средой подразумеваются растения, которые оказывают влияние на жизнедеятельность друг друга. Все прочие элементы жизненной обстановки — климат, почвообразующие породы, почвы — составляют абиотическую среду. Кроме этого, Уранов основывался еще и на том, что число видов не может расти беспредельно. Из этих посылок он вывел уравнение: $y=Ax^n/(B+x^n)$, где y — число видов, x — площадь, A — предельное число видов, n и B — константы, отражающие гомогенность фитоценоза. Это уравнение более точно, чем уравнение Аррениуса, описывает зависимость число видов—площадь в пределах фитоценозов.

Заметим, что Аррениус, Глизон и Уранов предложили свои формулы для фитоценозов, исходя из разного материала. Аррениус работал на площадях, измеряемых квадратными дециметрами, Глизон — на площадях 1—256 м², Уранов вывел свое уравнение, анализируя фитоценозы.

Нашей задачей было построить график зависимости число видов—площадь для больших площадей, подходящих по размеру для флористических исследований, а также выявить возможность применения во флористических исследованиях уравнений, предложенных для фитоценозов, попытаться понять, почему эмпирические уравнения Аррениуса и Глизона завоевали бо́льшую популярность среди флористов, чем теоретические уравнения Уранова.

Материал и методы

В работе использовалась сводка S. Seybold (1977), в которой способом представительства на сеточной основе показано распространение 1469 видов высших сосудистых растений в Земле Вюртемберг (ФРГ). Территория Вюртемберга разделена на 172 квадрата площадью около 3 км² в соответствии с сетью географических координат, на которых отмечено нахождение тех или иных видов. Территория Земли Вюртемберг выбрана потому, что она хорошо изучена и распространение видов представлено в наиболее удобной для обработки форме.

Для построения кривой число видов—площадь для флоры Земли Вюртемберг изучалось возрастание среднего числа видов на площадях разного размера. Нарастание числа видов можно наблюдать при постепенном увеличении размера исходной площадки, а также при сравнении нескольких участков разного размера. Содержание этих вариантов раскрыл Уранов (1966) применительно к фитоценозам. В случае изучения флор содержание первого варианта несколько изменяется. Кривая зависимости числа видов от площади имеет в этом случае ступенчатый вид (Шмидт, 1972). Каждая ступень соответствует включению нового фитоценоза. Вид кривой будет сильно зависеть не только от того, насколько велико число видов на исходной площадке, что отмечал Уранов (1966), но и от того, в какой последовательности будут присоединяться фитоценозы, что также зависит от исходной площадки. Второй вариант изучения этой зависимости представляет собой усреднение первого метода и не страдает указанными недостатками, поэтому в данной работе использовался именно он.

Подсчет среднего числа видов на площадках размером в 1, 2, 3 и 4 усл. ед. (усл. ед. — условная единица, представляет собой площадь одного квадрата, на которые разделена Земля Вюртемберг, т. е. примерно 3 км²) проводился усреднением чисел видов на площадях всевозможных конфигураций соответствующего размера. Для площадей, бо́льших 5 усл. ед., мы использовали другой алгоритм (Макарова, 1981), в связи с тем что перебор всех возможных конфигураций при больших площадях становится затруднительным даже для вычислительной машины ввиду огромного числа вариантов.

Данные аппроксимировались методом наименьших квадратов (Плохинский, 1961) тремя различными функциями (уравнениями Аррениуса, Глизона и Уранова), которые выбраны по следующим причинам: уравнения Аррениуса и

ТАБЛИЦА 1

Применяемые линеаризующие преобразования

Форма исходной зависимости	Преобразование переменных		a'	b'
	y'	x'		
Уравнение Глизона $y = a + b \ln x$	y	$\ln x$	a	b
Уравнение Аррениуса $y = ax^b$	$\ln y$	$\ln x$	$\ln a$	b
Уравнение Уранова $y = \dfrac{Ax^n}{x^n + b}$	$\ln\left(\dfrac{A}{y} - 1\right)$	$\ln\left(\dfrac{1}{x}\right)$	$\ln (B)$	n

Примечание. Коэффициенты a и b находим по следующим формулам (Закс, 1976)

$$a' = \frac{(\Sigma y')(\Sigma (x')^2) - (\Sigma x')(\Sigma x'y')}{n\Sigma (x')^2 - (\Sigma x')^2}; \quad b' = \frac{n\Sigma x'y' - \Sigma x'\Sigma y'}{n\Sigma (x')^2 - (\Sigma x')^2}.$$

Глизона традиционно используются для описания зависимости число видов— площадь, уравнение Уранова — как единственное выведенное из теоретических положений, верных, как нам кажется, не только для фитоценозов, но и для флор.

Для упрощения и стандартизации расчетов по способу наименьших квадратов применялись следующие линеаризующие преобразования (табл. 1). Нахождение предельного значения числа видов A в уравнении Уранова можно делать графически, как рекомендует Н. А. Плохинский (1961), но этот способ является трудоемким и довольно грубым. Мы перебирали возможные значения A (начиная от 1469 до 5000 видов), и то из них, которое дало наименьшую сумму квадратов разницы между фактическим и теоретическим числом видов, было признано истинным пределом числа видов. Все вычисления проводились на электронной вычислительной машине БЭСМ-6.

Результаты и обсуждение

Вычисленные средние значения чисел видов и их стандартные отклонения на десяти различных площадях представлены в табл. 2 (площади даны в условных единицах). По методу наименьших квадратов были рассчитаны коэффициенты сравниваемых уравнений (табл. 3). Также были вычислены суммы квадратов разницы между фактическим значением числа видов (табл. 2) и теоретически рассчитанным для той же площади в соответствии с той или иной моделью. Кроме того, были вычислены фактические значения критерия Фишера для каждой модели по методу, предложенному Плохинским (1975). Все эти результаты приведены в табл. 3. Фактический критерий Фишера характеризует степень расхождения фактического процесса от его теоретической модели и определяется как достоверность отличия разнообразия частных разностей от разнообразия случайных отклонений (Плохинский, 1975, 1980).

На рис. 1—3 показаны в логарифмических и полулогарифмических координатах кривые, соответствующие уравнениям. Сопоставив фактические значения критерия Фишера, соответствующие сравниваемым моделям,

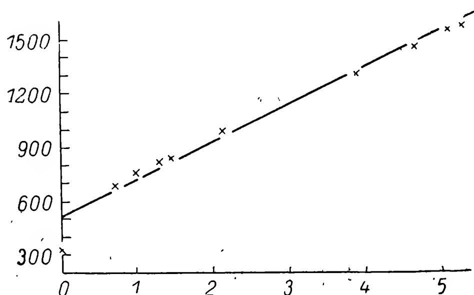


Рис. 1. Сопоставление экспериментальных данных с кривой Глизона.

По оси абсцисс — натуральные логарифмы, *по оси ординат* — числа видов. *Крестиками* на всех рисунках обозначены фактические значения чисел видов.

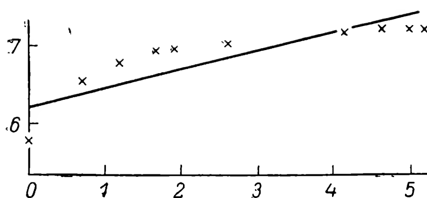


Рис. 2. Сопоставление экспериментальных данных с кривой Аррениуса.

По оси абсцисс — натуральные логарифмы площади, *по оси ординат* — натуральные логарифмы числа видов.

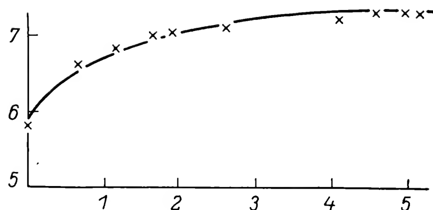


Рис. 3. Сопоставление экспериментальных данных с кривой Уранова.

Обозначения осей то же, что на рис. 2.

с критическими значениями критерия Фишера при соответствующих степенях свободы (3.2, 2.4, 1.9), видим, что уравнение Аррениуса при уровне значимости 0.999 недостоверно описывает экспериментальные данные. Это означает, что применять уравнение Аррениуса для сравнения флор следует очень осторожно. Критерий Фишера не позволил выявить, какое же из двух оставшихся уравнений лучше описывает зависимость числа видов во флоре от размера площади. Но, обратившись к суммам квадратов разницы между фактическим и теоретическим вычисленным числом видов (табл. 3), видим, что она меньше при использовании уравнения Уранова. Возможно, при сравнении этих моделей на площадях, больших, чем Земля Вюртемберг (516 км²), удастся выявить наиболее приемлемую модель и по критерию Фишера как более четкому для определения пригодности той или иной модели.

Любопытно, что в настоящее время степень использования этих моделей противоположна их приемлемости. Чаще всего используется уравнение Аррениуса, чуть реже — уравнение Глизона и почти никогда — уравнение Уранова. Чем же объяснить этот парадоксальный факт?

Уравнение Уранова получило меньшее признание среди флористов, по-видимому, потому, что его использование более сложно, чем уравнения Аррениуса или Глизона. Кроме того, исследователи считают, что «при выходе за пределы отдельных растительных сообществ рост флористического богатства перестает подчиняться асимптотической зависимости» (Малышев, 1969). На этом основании многие исследователи не используют уравнение Уранова, хотя известно, что флора данной страны — это совокупность всех видов растений, слагающих все ее фитоценозы (Толмачев, 1974). А если число видов в фитоценозах конечно, что признается Л. И. Малышевым, судя по приведенной цитате, то отсюда с необходимостью вытекает и конечность богатства слагаемой ими флоры. Говорить о бесконечности числа видов во флоре имеет смысл только в историческом аспекте.

Для того чтобы уравнение Уранова вошло в практику флористических исследований, необходимо, конечно, переосмыслить некоторые параметры этого уравнения в флористическом смысле.

Уравнение Уранова, кроме того, что оно хорошо описывает использованные нами данные, объясняет еще полученную некоторыми исследователями сигмовидную зависимость числа видов от площади (Williams, 1943, 1964). Такая зависимость получается в том случае, когда параметр n уравнения Уранова, характеризующий гетерогенность флоры, становится больше единицы, т. е. сигмовидная зависимость является частным случаем уравнения Уранова.

Уравнение Аррениуса также является частным случаем уравнения Уранова. В том случае, когда параметр B в уравнении Уранова становится много больше x, что характерно для малых площадей, уравнение Уранова превращается в уравнение Аррениуса следующего вида:

$$y = (A/B)\, x^n,$$

т. е. на малых площадях уравнение Аррениуса удовлетворительно описывает зависимость числа видов от размера территории.

Уравнение Глизона используется реже потому, что оно имеет явный недостаток: на нулевой площади число видов не нулевое, что, конечно, неверно.

ТАБЛИЦА 2

Средние числа видов, их стандартные отклонения

Размер площади, усл. ед.	Среднее число видов	Стандартное отклонение	Число площадок
1	333.02	114.07	172
2	687.8	100.8	375
3	766.56	92.52	849
4	828.54	87.05	2219
5	861.11	80.26	1170
10	984.09	65.63	702
50	1259.31	24.77	197
100	1386.08	22.64	146
150	1448.52	14.6	46
172	1469.0	0.0	1

Примечание. Число площадок соответствует числу конфигураций данной площади, на которых подсчитывалось число видов.

Тем не менее, хотя сравнение уравнений Аррениуса и Глизона по стандартной ошибке и проводилось и было установлено, что уравнение Глизона имеет меньшую стандартную ошибку (Малышев, 1972), из-за этого недостатка исследователи предпочитают пользоваться менее точным уравнением Аррениуса. На наш взгляд, не стоит предъявлять строгие теоретические требования к эмпирическим моделям. От последних можно требовать только то, что они могут дать, а именно более или менее точно описывать эмпирическую зависимость до тех пор, пока не появится теоретическая модель, которая не только верно описывает эмпирическую зависимость, но и объясняет ее. Для теоретических работ в области сравнительной флористики указанный недостаток уравнения Глизона является существенным, поэтому целесообразнее пользоваться уравнением Уранова, основанным на верных биологических закономерностях и наиболее точно описывающим интересующую нас зависимость.

Из всего изложенного можно сделать следующие выводы:

1) уравнения, предложенные для фитоценозов, можно использовать для изучения флор;

2) для теоретических работ в области сравнения флор лучше пользоваться уравнением Уранова, для практических же исследований достаточно точным является уравнение Глизона; вывод о возможности использования уравнения Глизона сделан при исследовании на не очень больших площадях (516 км^2), так что это уравнение следует применять с осторожностью;

3) уравнение Аррениуса следует применять с еще большей осторожностью, так как уже на площади 516 км^2 оно недостоверно (на уровне значимости 0.999) описывает изучаемую зависимость.

Автор выражает благодарность за обсуждение и ценные замечания Л. И. Малышеву, Н. Д. Тарасенко, Б. А. Сарапульцеву, за консультации по программам на Фортране — А. А. Жарких.

ТАБЛИЦА 3

Характеристические параметры уравнений

Параметры	Уравнение		
	Аррениуса	Глизона	Уранова
Вид уравнения	$y=530.7x^{0.22}$	$y=504.5+193.2x$	$y=\frac{1500x^{0.85}}{2.9+x^{0.85}}$
Σ квадратов разницы между фактическим и теоретическим числом видов	126389.32	42311.77	38393.22
Фактический критерий Фишера	2.016	0.675	0.612

ЛИТЕРАТУРА

Закс Л. (1976). Статистическое оценивание. М., Статистика. — Корчагин А. А. (1964). Видовой флористический состав растительных сообществ и методы его изучения. Полевая геоботаника, III. М.; Л., Наука. — Макарова С. И. (1981). Опыт использования вычислительных машин для изучения зависимости числа видов во флоре от размера площади. Тез. докл. Всес. конф. «Приборное оснащение и автоматизация научных исследований в биологии». Кишенев, Тимпул. — Малышев Л. И. (1969). Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. Бот. ж., 54, 8. — Малышев Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2.— Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — Плохинский Н. А. (1975). Критерий пригодности математических

моделей. Биометрические методы. М., Изд. МГУ. — Плохинский Н. А. (1980). Алгоритмы биометрии. М., Изд. МГУ. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ. — Уранов А. А. (1966). Число видов и площадь. Естественные кормовые угодья СССР. М., Наука. — Шмидт В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ, 3. — Arrhenius O. (1920). Species and area. J. Ecology, 9, 1. — Arrhenius O. (1923). Statistical investigation in the constitution of plant associations. Ecology, 4, 1. — Evans F. C., Clark P. J., Brandt R. H. (1955). Estimation of numbers of species present on a given area. Ecology, 36, 2. — Gleason H. A. (1925). Species and area. Ecology, 6, 1. — Kylin H. (1926). Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Notiser, 3. — Seybold S. (1977). Die aktuelle Verbreitung der höheren Pflanzen im Raum Würtemberg. — Williams C. B. (1943). Area and number of species. Nature, 152, 3853. — Williams C. B. (1964). Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Nature, 202, 4928.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 3 X 1980.

УДК 581.84 : 582.522.3

И. Г. Зубкова, Л. К. Шабес

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ОКОЛОПЛОДНИКА ВИДОВ *SPARGANIUM* (*SPARGANIACEAE*)

I. G. ZUBKOVA, L. K. SHABES. ANATOMICAL STRUCTURE OF THE PERICARP IN THE SPECIES OF *SPARGANIUM* (*SPARGANIACEAE*)

По анатомическому строению околоплодника все исследованные виды делятся на две группы, соответствующие двум подродам. Плод ежеголовниковых следует называть сухой костянкой.

Особенности анатомического строения околоплодника наряду с другими анатомическими признаками, по мнению многих исследователей (Алявдина, 1931; Тамамшян, 1947; Первухина, 1950; Артюшенко, 1951; Матиенко, 1961; Черник, 1980, и др.), имеют большое значение для решения вопросов систематики и филогении. Тем не менее исследования в этом направлении проведены далеко не для всех семейств цветковых. Более того, плоды отдельных семейств еще не имеют общепринятого названия. Примером тому служит сем. *Sparganiaceae* Rudolphi. Так, С. В. Юзепчук (1934 : 216) называет плод ежеголовниковых костянкой «с твердой косточкой и губчатым или мясистым околоплодником». А. Л. Тахтаджян (1966 : 533) не дает названия плода и определяет его как «сухой, нераскрывающийся плод с губчатым экзокарпом и твердым роговым эндокарпом». П. Ф. Маевский (1964 : 691) также не дает названия, а только указывает, что плоды «сидячие или на ножках, обратнопирамидальные или веретеновидные». Ю. Е. Алексеев (1979) считает, что плоды у ежеголовника орешковидные. Такая терминологическая разноречивость объясняется отсутствием данных по анатомическому строению плода в этом семействе.

В монотипное сем. *Sparganiaceae* входит около 20 видов, распространенных главным образом в умеренной зоне северного полушария, а также в Австралии и Новой Зеландии. Юзепчук (1934), обработавший род *Sparganium* L. для «Флоры СССР», включил в него 13 видов, которые подразделяются на два подрода: подрод *Melanosparganium*, объединяющий 6 видов, и подрод *Xanthosparganium* — 7 видов. Такого деления рода придерживается и Алексеев (1979). Однако в отличие от Юзепчука он не признает самостоятельности видов *Sparganium neglectum* Beeby и *S. microcarpum* (Neum). Raunk., считая их разновидностями *S. erectum* L. По С. К. Черепанову (1981), флора СССР насчитывает 17 видов этого рода, причем *S. neglectum* и *S. microcarpum* сохраняются в ранге самостоятельных видов.

Предприняв изучение анатомического строения околоплодника у видов рода *Sparganium*, мы попытались определить тип плода, а также выяснить, имеет ли значение его внутреннее строение для систематики рода.

Было изучено строение околоплодника[1] у 3 видов подрода *Sparganium*: *S. erectum*, *S. microcarpum*, *S. neglectum* и 6 видов подрода *Xanthosparganium*: *S. angustifolium* Michx., *S. emersum* Rehm., *S. glomeratum* Laest., *S. gramineum* Georgi, *S. hyperboreum* Laest., *S. minimum* Wallr.

Плоды ежеголовника — довольно трудный для исследования объект, так как они имеют сильно одревесневший околоплодник. Для размягчения тканей плоды 7—10 дней замачивали в водном растворе глицерина и спирта (1 : 1 : 1), затем бритвой от руки делали поперечные срезы от верхушки плода до его основания, а также продольный срез через середину. Срезы окрашивали сафранином и зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4.

На поперечном срезе в околоплоднике всех исследованных видов рода *Sparganium* выделяются три основных слоя: довольно мощный каменистый эндокарп, мезокарп, состоящий из тонкостенных, рыхло расположенных клеток, и плотный экзокарп. Несмотря на общий план строения околоплодника, виды рода *Sparganium* четко разделились на две группы, соответствующие двум подродам.

Подрод *Sparganium*. У *Sparganium erectum* (рис. 1, *1*) многослойный экзокарп. Самый наружный слой экзокарпа — эпидерма, представленная мелкими клетками с тонкими целлюлозными оболочками. Эпидерму подстилает слой механической ткани (1—3 ряда клеток) с равномерно утолщенными и одревесневшими стенками. Мезокарп состоит из паренхимных округлых клеток. В клетках мезокарпа часто встречаются рафиды и друзы; кроме того, отдельные клетки заполнены содержимым вишнево-коричневого цвета. На границе мезокарпа с эндокарпом образуются воздушные полости, особенно обильные в верхней части плода. Эндокарп представлен мощным слоем механической ткани; клетки этой ткани с толстыми вторичными, сильно одревесневшими оболочками — типичные каменистые клетки. В верхней части плода эндокарп образует кольцо, в котором можно насчитать до пяти рядов клеток. В средней и нижней частях плода эндокарп имеет форму звезды с 6—9 лучами (число рядов механической ткани достигает здесь 11—13, а в лучах — 20 и более). Клетки внутренних рядов нередко сплющены и деформированы. Единично в механической ткани встречаются крупные воздухоносные полости. На границе эндокарпа и мезокарпа располагаются мелкие проводящие пучки: в верхней части плода их 7—9, а в средней и нижней — 13—15. Обычно лучи эндокарпа вплотную примыкают к проводящим пучкам. Соотношение объема мезокарпа и эндокарпа варьирует в разных частях плода: в верхней части преобладает мезокарп, в средней он занимает значительно меньший объем, а в нижней преобладает уже эндокарп.

Плоды *Sparganium neglectum* (рис. 1, *3*) имеют сходное строение с плодами *S. erectum*. Следует отметить только, что субэпидермальный слой механической ткани здесь несколько толще (3—4 ряда клеток), а проводящие пучки в числе 10—15 имеют тенденцию к образованию двух кругов, что особенно ярко проявляется в верхней части плода. *Sparganium microcarpum* (рис. 1, *2*) имеет то же строение околоплодника, что и у *S. erectum*. В средней и нижней частях плода расположено 8—10 проводящих пучков.

Подрод *Xanthosparganium*. Экзокарп *Sparganium gramineum* (рис. 1, *5*) однослойный и состоит из эпидермы с утолщенными и одревесневшими клеточными оболочками. В мезокарпе сразу же под эпидермой или немного отступя от нее выделяется слой (1—3 ряда клеток) вишнево-коричневого цвета. На границе мезокарпа с эндокарпом образуются воздухоносные полости (особенно много их в верхней части плода). Эндокарп, так же как и в подроде *Sparganium*, состоит из каменистых клеток. На поперечном срезе механическая ткань образует кольцо. В верхней части плода оно неширокое (7—10 рядов), а ниже

[1] Часть материала для исследования нам любезно предоставили Н. Н. Цвелев и Ю. Е. Алексеев (из личных сборов), другая часть была собрана нами в экспедиционных поездках.

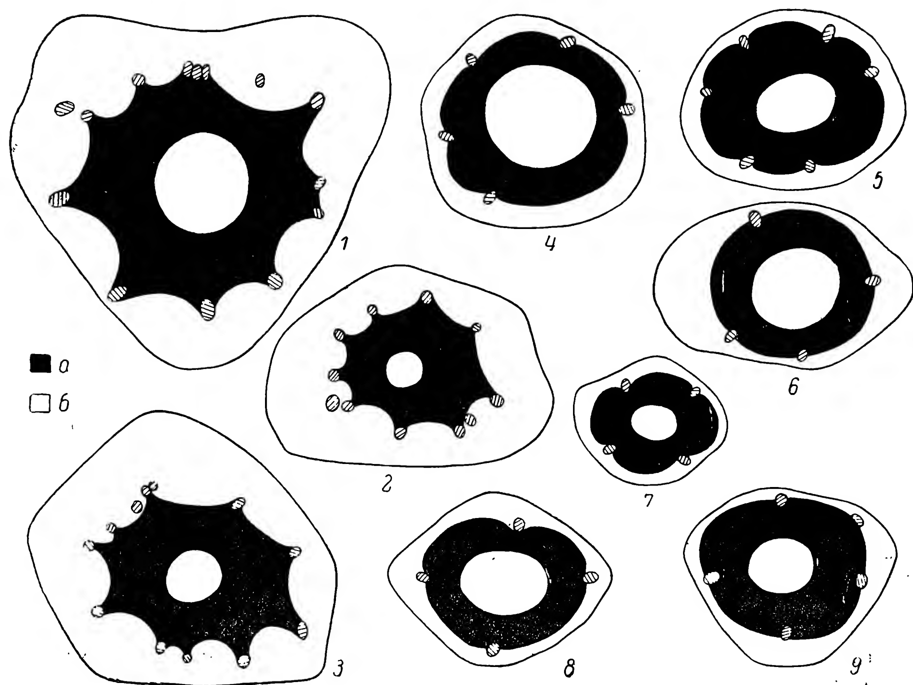


Рис. 1. Схематическое изображение поперечного среза околоплодника (средняя часть плода).

1—3 — подрод *Sparganium* (*1* — *S. erectum*, *2* — *S. microcarpum*, *3* — *S. neglectum*); *4—9* — подрод *Xanthosparganium* (*4* — *S. emersum*, *5* — *S. gramineum*, *6* — *S. minimum*, *7* — *S. hyperboreum*, *8* — *S. angustifolium*, *9* — *S. glomeratum*). *а* — механическая ткань, *б* — проводящий пучок.

состоит из 20 рядов клеток. В средней и нижней частях плода кольцо имеет 5—6 небольших округлых лопастей; на границе с мезокарпом между лопастями располагаются проводящие пучки (6—8). Соотношение объема мезокарпа и эндокарпа меняется от верхушки плода к основанию (в средней и особенно нижней частях эндокарп преобладает).

Остальные изученные нами виды этого подрода имеют сходное строение околоплодника с небольшими количественными вариациями отдельных признаков. Так, в околоплоднике *S. minimum* (рис. 1, *6*) кольцо темноокрашенных клеток (1—2 ряда) обычно расположено сразу же под эпидермой. Проводящих пучков здесь 4—5. То же число проводящих пучков характерно и для видов *S. angustifolium* (рис. 1, *8*) и *S. hyperboreum* (рис. 1, *7*). У *S. emersum* (рис. 1, *4*) немного больше проводящих пучков (5—6).

Сравнивая строение околоплодника в двух подродах ежеголовника, мы обнаружили, что каждый подрод определяется своим набором анатомических признаков, четко их разграничивающих (см. таблицу). У видов подрода *Sparganium* многослойный экзокарп состоит из эпидермы и кольца механической ткани, одревесневшие клетки которой создают дополнительную защиту плода (рис. 2, *1*). У видов подрода *Xanthosparganium* экзокарп однослойный и состоит из клеток с сильно утолщенными и одревесневшими оболочками, а на периферии мезокарпа (чаще сразу же под эпидермой) расположено кольцо клеток с темным содержимым (рис. 2, *2*).

Мезокарп у всех исследованных нами видов образован рыхло расположенными паренхимными клетками, в которых довольно часто встречаются рафиды и друзы. Воздухоносные полости развиты в большей или меньшей степени у всех видов, особенно в верхней части плода. Воздухоносная паренхима, на наш взгляд, увеличивает плавучесть довольно тяжелых плодов ежеголовника.

Эндокарп у ежеголовников очень твердый и выполняет основную роль в защите семени. Он представлен мощно развитой механической тканью, образованной одревесневшими клетками внутренней эпидермы завязи и сильно

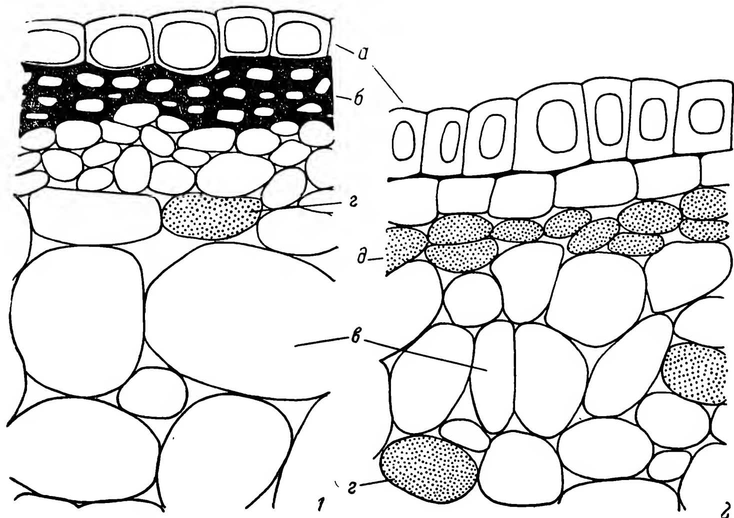


Рис. 2. Анатомическое строение части околоплодника у видов рода *Sparganium*.

1 — *S. erectum*, *2* — *S. emersum*; *а* — эпидерма; *б* — кольцо механической ткани; *в* — клетки мезокарпа; *г* — клетки, заполненные густым содержимым; *д* — кольцо клеток, заполненных густым содержимым.

утолщенными и одревесневшими клетками мезофилла, прилегающими к внутренней эпидерме. Аналогичное развитие характерно для плодов типа костянки (Артюшенко, 1951; Тутаюк, Рзаев, 1959). Большой интерес представляет форма эндокарпа. Именно этот признак наиболее четко разграничивает виды двух подродов. На поперечном срезе эндокарп у представителей подрода *Sparganium* имеет вид звезды, а у видов подрода *Xanthosparganium* он образует кольцо, иногда с небольшими овальными лопастями. Различно и расположение проводящих пучков в двух подродах. Так, у видов подрода *Sparganium* они «венчают» лучи звезды, а у видов подрода *Xanthosparganium* размещаются между лопастями эндокарпа. Кроме того, проводящих пучков здесь значительно меньше (4—6), чем в подроде *Sparganium* (8—15).

Признаки анатомического строения околоплодника видов рода *Sparganium*

Вид	Экзокарп			Мезокарп		Эндокарп			
	эпидерма							проводящие пучки	
	стенки утолщены и одревеснели	тонкостенная	субэпидермальное кольцо механической ткани	кольцо клеток с окрашенным содержимым	число проводящих пучков	звездчатый	кольцо или кольцо с лопастями	«венчают» выступы	расположены между лопастями
Подрод *Sparganium*									
S. erectum	—	+	+	—	13—15	+	—	+	—
S. microcarpum	—	+	+	—	8—10	+	—	+	—
S. neglectum	—	+	+	—	10—15	+	—	+	—
Подрод *Xanthosparganium*									
S. glomeratum	+	—	—	+	5—6	—	+	—	+
S. emersum	+	—	—	+	5—6	—	+	—	+
S. gramineum	+	—	—	+	6—8	—	+	—	+
S. minimum	+	—	—	+	4—5	—	+	—	+
S. angustifolium	+	—	—	+	4—5	—	+	—	+
S. hyperboreum	+	—	—	+	4—5	—	+	—	+

Примечание. Знаки плюс и минус означают наличие или отсутствие признака.

Таким образом, наши исследования показали, что плод ежеголовников — типичная сухая костянка; подразделение рода *Sparganium* на два подрода, основанное на морфологических признаках, подтверждается и данными анатомического строения околоплодника.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. (1979). Ежеголовниковые. Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Алявдина А. Л. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae.* Ж. русск. бот. общ., 1. — Артюшенко З. Т. (1951). Развитие цветка и плода у жимолостных. Тр. БИН АН СССР, 7, 2. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Л., Колос. — Матиенко Б. Т. (1961). Анатомия плода *Luffa cylindrica* (L.) Roem. Бот. ж., 46, 8. — Первухина Н. В. (1950). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных. Тр. БИН АН СССР, 7. 1. — Тамамшян С. Г. (1947). К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drudl. Сов. бот., 4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тутаюк В. Х., Рзаев Г. А. (1959). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля *Amygdalus communis* var. *typica* с твердой скорлупой. Изв. АН АзССР, сер. биол. и с.-х. наук, 5. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Черник В. В. (1980). Особенности строения и развития перикарпия представителей семейств *Ulmaceae* и *Celtidaceae*. Бот. ж., 65, 4.— Юзепчук С. В. (1934). Сем. *Sparganiaceae.* В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Педагогический институт
им. А. И. Герцена,
Ленинград.

Получено 3 XII 1981.

УДК 561.273 : 581.16 (268.46)

Е. В. Шошина

О РАЗМНОЖЕНИИ *AHNFELTIA PLICATA* (*RHODOPHYTA*) В БЕЛОМ МОРЕ

E. V. SHOSHINA. ON THE REPRODUCTION OF *AHNFELTIA PLICATA* (*RHODOPHYTA*) IN THE WHITE SEA

Рассматривается жизненный цикл *Ahnfeltia plicata* в Белом море. Впервые для этого водоема отмечается тетраспорофит анфельции, известный ранее как вид *Porphyrodiscus simulans*. Сообщается, что на одних растениях анфельции развиваются сперматангии, на других — нематеции. Дается описание развития сперматангиев и нематециев, указываются сроки закладки и созревания органов размножения анфельции. Высказывается предположение, что вертикальные побеги анфельции — гаметофиты, а нематеции — карпоспорофиты.

Вопрос о размножении *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries остается до сих пор спорным. E. Chemin (1930), L. Rosenvinge (1931a, b), B. Gregory (1934) показали, что нематеций — не особая паразитическая водоросль, как полагали до этого, а орган размножения анфельции, продуцирующий моноспоры. Природа нематеция долгое время оставалась неясной. Одни исследователи считали, что слоевище с нематециями — бесполая форма развития анфельции (Chemin, 1930; Зверева, 1938), другие (Rosenvinge, 1931a, b; Gregory, 1934) рассматривали слоевище как гаметофит, у которого редуцирован половой процесс, а сам нематеций — спорофит, хотя Rosenvinge (1931a, b) допускал, что вторичные нити нематеция можно, по-видимому, считать цистокарпом, а моноспоры — карпоспорами. Gregory (1934) обнаружила мужские растения у анфельции, однако Rosenvinge, тщательно исследовавший анфельцию, не подтвердил этого. В дальнейшем в литературе о мужских растениях у анфельции не упоминалось.

Недавно W. Farnham и R. Fletcher (1976), наблюдая водоросль в естественных условиях, отметили возможную связь жизненных циклов *Ahnfeltia plicata* и *Porphyrodiscus simulans* Batt. Доказал существование этой связи

L. Chen (1977), которому удалось из моноспор анфельции в лаборатории получить фертильные слоевища порфиродискуса. Таким образом, нахождение порфиродискуса — тетраспорофитного поколения в жизненном цикле анфельции — сделало очень вероятным предположение, что слоевище анфельции является гаметофитом, а нематеций — карпоспорофитом.

Опираясь на эти данные, мы изучили размножение анфельции в условиях Белого моря, обратив особое внимание на развитие нематециев и на поиски тетраспорофита в природе.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы *Ahnfeltia plicata* в губе Чупа на базе Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР весной, летом и осенью 1979—1980 гг. Для фиксации применялась жидкость Буэна. Удачные препараты были получены при фиксации материала в течение одного месяца и более, при меньших сроках материал плохо пропитывался фиксатором и плохо красился. Для приготовления препаратов части веточек с нематециями заключали в целлоидин-парафин и в парафин. Хорошие результаты дала заливка материала в парафин по стандартной методике, принятой в зоологии для плотных объектов (Ромейс, 1953). Срезы делали на микротоме 3—7 мкм толщиной, окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и анилиновым синим. Кроме того, были сделаны срезы на ультратоме 700—1000 Å толщиной. Для этого объекты после фиксации в жидкости Буэна или в 4%-м растворе формалина заливали в смолы. Срезы окрашивали толуидиновым синим. Всего было обработано 30 проб и сделано 600 препаратов.

Результаты исследования и их обсуждение

Тетраспорофит анфельции. В верхнем горизонте сублиторали среди зарослей анфельции на камнях был обнаружен тетраспорофит анфельции, известный ранее как вид *Porphyrodiscus simulans* Batt., впервые отмеченный нами для северных морей СССР. Слоевище его — небольшая корка около 100 мкм толщиной, очень плотно прилегающая к камням. На вертикальном срезе (рис. 1) видны правильные плотно соединенные клеточные нити, образованные округлыми, квадратными или прямоугольными клетками 2—4×2—5 мкм. Сорусы с тетраспорангиями величиной 3—8×12—27 мкм, зонально или реже неправильно разделенные. Фертильные слоевища порфиродискуса со зрелыми спорангиями мы обнаружили в июне—начале июля, с разрушающимися спорангиями — в августе и осенью.

На вертикальном срезе порфиродискуса нередко можно увидеть 2—3 слоя, различающихся по цвету и отделенных друг от друга бесцветным слоем. Подобные слои видны на поперечном срезе анфельции. Вероятно, как и у анфельции, эти слои порфиродискуса являются годичными образованиями и свидетельствуют о том, что порфиродискус — многолетняя водоросль.

При помещении кусочков анфельции со зрелыми нематециями в аквариумы наблюдали выход моноспор, их оседание на предварительно положенные на дно предметные стекла и прорастание. Одно-двухклеточные проростки можно было наблюдать через неделю после оседания спор. Осевшая спора округлялась и превращалась в эмбриоспору. Через некоторое время у эмбриоспоры возникала заростковая трубка, в которую перемещалось содержимое эмбриоспоры, а затем — перегородка между эмбриоспорой и заростковой трубкой. Возникшая из заростковой трубки клетка начинала делиться. Направление первых делений может быть весьма различным. Диск возникал непосредственно от деления этой клетки, или сначала формировалась цилиндрическая нить и только затем на ее конце образовывался диск. Вначале диск был однослойным,

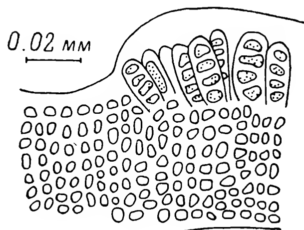


Рис. 1. Вертикальный срез через слоевище порфиродискуса с тетраспорангиями.

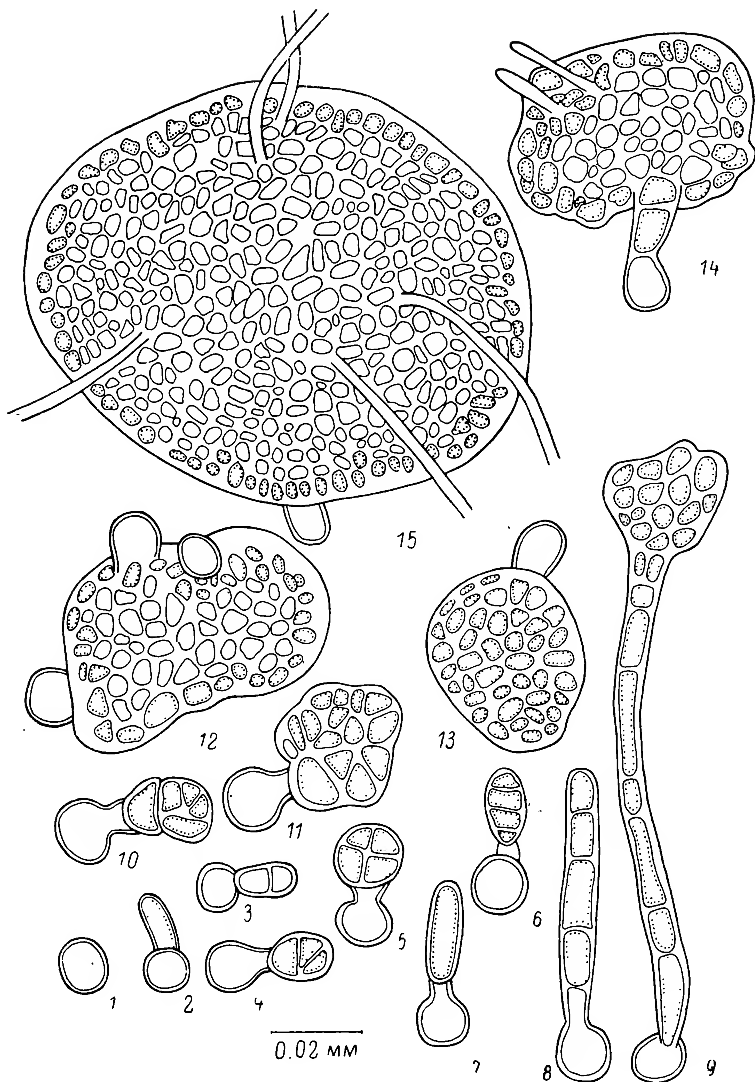


Рис. 2. Прорастание моноспор анфельции.

1 — эмбриоспора; *2* — эмбриоспора с заростковой трубкой; *3—15* — последовательные стадии развития корковидного слоевища.

затем постепенно становился многослойным. На определенной стадии развития на диске появлялись более или менее многочисленные волоски (рис. 2). Спустя месяц после посева стекла с двух-десятиклеточными проростками были перенесены из лаборатории в море. Через 3 месяца после посева диски достигали 400—900, через год — 800—1300 мкм в диаметре. Образование тетраспорангиев наблюдать не удалось.

Взятые из естественных условий и помещенные в аквариумы фертильные слоевища порфиродискуса дали споры, которые осели и проросли подобно моноспорам из нематециев анфельции, образуя многослойные диски.

Развитие сперматангиев. В ходе исследований было установлено, что на одних растениях образуются нематеции, а на других развиваются сперматангии. Растения со зрелыми сперматангиями легко отличить от растений, на которых образуются нематеции, по цвету. Мужские растения имеют желто-зеленую окраску, тогда как растения с нематециями всегда темнокрасные. Сперматангии развиваются сплошным слоем на поверхности веточек в возрасте 1+ и 2+ лет, реже — на веточках 3+ и 4+ лет, на веточках текущего года развития сперматангии, как правило, не встречаются. Поверх-

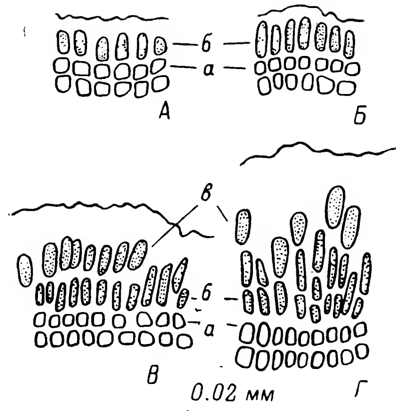


Рис. 3. Развитие сперматангиев анфельции.

А—Г — последовательные стадии развития. *а* — коровые клетки, *б* — материнские клетки сперматангиев, *в* — зрелые сперматангии.

ностные коровые клетки вытягиваются и превращаются в материнские клетки сперматангиев. Материнская клетка может давать несколько сперматангиев величиной 1—3×3—9 мкм (рис. 3). Закладка сперматангиев начинается в конце августа. В середине сентября они созревают и спермации начинают выходить. В середине октября встречаются в основном пустые сперматангии.

Муфтообразные нематеции, найденные В. Ф. Макиенко (1970) на анфельции, судя по описанию и рисунку, представляют собой сплошной слой сперматангиев на поверхности слоевища.

Развитие нематециев. Наши наблюдения согласуются с данными Rosenvinge (1931a, b) и Gregory (1934), которые выделяли первичный нематеций как начальное вздутие на слоевище, состоящее из коровых нитей нередко с колбовидными клетками на конце, и вторичный нематеций, образующийся на первичном и состоящий из генеративных клеток, которые впоследствии дают моноспоры.

Как показали наши исследования, на начальной стадии развития нематеция на концах коровых нитей закладываются колбовидные клетки. В нематеции толщиной в 1—2 клетки встречаются единичные колбовидные клетки (рис. 4, *А*). Позднее, когда нематеций состоит из 3—6 клеток в высоту, колбовидные клетки развиваются на концах нитей в большом количестве, верхние концы их достигают поверхности слоевища (рис. 4, *Б*) и нередко выступают за нее. В это время наряду с конечными колбовидными клетками встречаются уже заросшие колбовидные клетки внутри разросшегося корового слоя. Колбовидные клетки выделяются среди других по форме и интенсивному окрашиванию. Так же интенсивно иногда окрашиваются 1—3 клетки, лежащие ниже колбовидных и нередко выделяющиеся по форме. Позднее вместе с колбовидными в поверхностном ряду клеток начинают встречаться крупные овальные клетки (рис. 4, *В*). Если у колбовидных клеток ядро не удается рассмотреть, то у овальных ядро крупное, хорошо заметное. Крупные овальные клетки развиваются, как правило, в тех местах, где встречаются колбовидные. Мы предполагаем, что первые являются производными вторых.

На более поздних этапах развития нематеция крупные овальные клетки не встречаются. В тех местах, где они обычно развиваются, лежат пучки генеративных клеток. Вероятно, крупные овальные клетки представляют собой начальный этап, приводящий к образованию генеративных клеток. Последние имеют значительные размеры, неправильную форму, нередко крупное хорошо заметное ядро. Иногда они сливаются с коровыми клетками. Развитие гене-

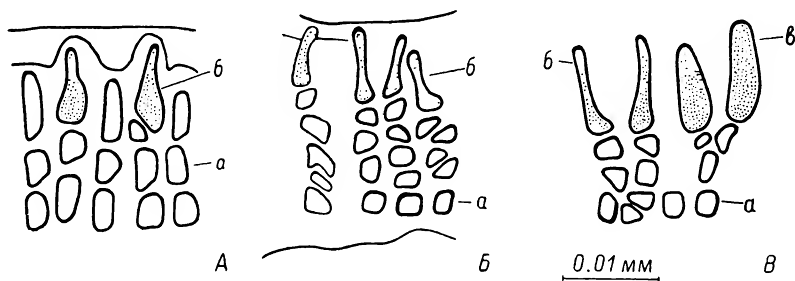


Рис. 4. Поперечные срезы через первичный нематеций анфельции.

А—В — последовательные стадии развития. *а* — коровые, *б* — колбовидные, *в* — крупные овальные клетки.

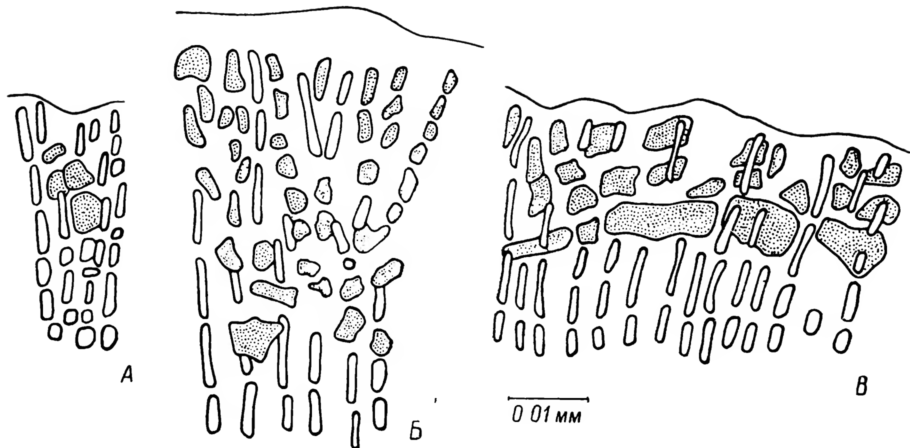


Рис. 5. Поперечные срезы через вторичный нематеций анфельции.

А — начальные стадии развития генеративных клеток, *Б* — вертикальные, *В* — горизонтальные ряды генеративных клеток на более поздних стадиях развития.

ративных клеток идет как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях (рис. 5). Их скопления можно представить в виде конуса, расширяющегося к поверхности, поэтому не на всех поперечных срезах можно увидеть основание этого конуса, которое лежит на уровне, где ранее встречались колбовидные и овальные клетки.

На определенной ступени развития нематеция, когда генеративные клетки хорошо развиты и занимают почти всю его поверхность, они дают массу вертикальных нитей, на концах которых развиваются споры (рис. 6, *А*). Клетки, составляющие вертикальные нити, гораздо крупнее клеток первичного нематеция. Отспороносив, слой конечных клеток нематеция дает новые разветвления, и возникает новый спороносный слой (рис. 6, *Б*).

Развитие нематециев у водорослей, обитающих в губе Чупа, начинается в конце августа. В это время на слоевищах имеются утолщения высотой в одну клетку (рис. 4, *А*). Колбовидные клетки в массе развиваются в середине сентября (рис. 4, *Б*). Крупные овальные клетки (рис. 4, *В*) встречаются во второй половине сентября. Пучки генеративных клеток начинают встречаться в октябре (рис. 5, *А*). В середине ноября мы обнаружили хорошо заметные нематеции с сильно развитыми пучками генеративных клеток (рис. 5, *Б*—*В*). Нематеции со зрелыми спорами мы находили с конца апреля до июля, в июле встречались главным образом разрушающиеся нематеции.

В губе Чупа нематеции у анфельции образуются на веточках в возрасте 1+—3+ лет, реже — 4+ и лишь иногда на веточках текущего года развития.

Rosenvinge (1931a, b) принимает колбовидные клетки за редуцированные волоски, хотя отмечает, что волоски с таким строением у красных водорослей не встречаются. К клеткам размножения, по мнению этого автора, они не относятся, потому что развиваются не на особых клеточных нитях, а располагаются на концах коровых. Колбовидные клетки Rosenvinge наблюдал в основном внутри развивающегося нематеция и только однажды случайно на поверхности слоевища, тогда как Gregory (1934), неоднократно наблюдавшая колбовидные клетки с верхушками, достигающими поверхности слоевища, предполагала, что колбовидные клетки могут быть рудиментарным карпогоном. Наши исследования показали, что время закладки и массового развития колбовидных клеток у поверхности слоевища совпадает со временем созревания и массового выхода спермациев. Этот факт и наблюдаемая последовательность в развитии нематеция приводят нас к мысли, что колбовидные клетки, вероятно, участвуют в размножении.

Результаты наших наблюдений за развитием генеративных клеток хорошо согласуются с описаниями и рисунками, приведенными в работах Rosenvinge (1931a, b). Он считал, что генеративные клетки — это производные коровых

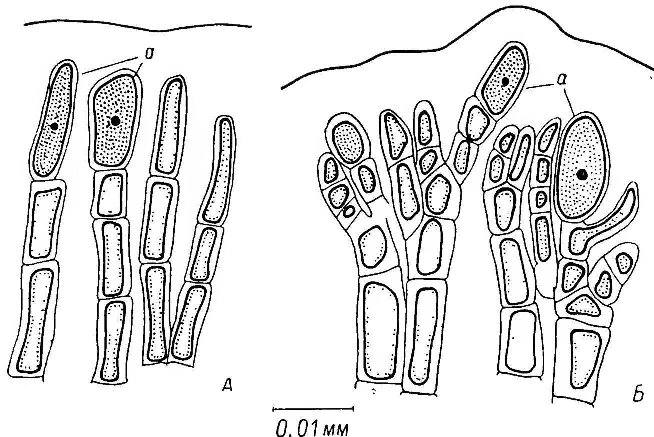


Рис. 6. Верхняя часть зрелого нематеция анфельции с моноспорангиями (*а*).
А — спороносящего впервые, *Б* — спороносившего многократно.

нитей, развиваются они от одной начальной клетки. Gregory (1934) предполагала, что начало генеративным клеткам дают колбовидные. Наши наблюдения стоят ближе к точке зрения второго автора. Мы предполагаем, что генеративные клетки возникают от крупных овальных клеток, которые в свою очередь являются производными колбовидных.

Таким образом, согласно нашим наблюдениям, вторичный нематеций, образованный так называемыми генеративными клетками, — особое образование, а не прямое продолжение коровых нитей.

Полученные нами данные по размножению анфельции в Белом море позволяют сделать ряд предположений.

Нахождение в Белом море на камнях среди зарослей анфельции *Porphyrodiscus simulans*, который, как доказано (Farnham, Fletcher, 1976; Chen, 1977), является спорофитом анфельции, говорит о том, что в жизненном цикле беломорской анфельции также имеется тетраспорофит. Данные о развитии на одних растениях сперматангиев, а на других — нематециев свидетельствуют, что макроскопические растения анфельции, очевидно, являются гаметофитами. Последовательность в развитии нематеция, совпадение сроков закладки вторичного нематеция со временем массового выхода спермациев позволяют предполагать, что нематеций является карпоспорофитом. Однако необходимы дальнейшие наблюдения для окончательного решения вопроса о размножении анфельции.

Автор благодарит Б. И. Иоффе и Э. Е. Кулаковского (Зоологический институт АН СССР) за помощь в освоении методик и проведении гистологических работ, а также К. Л. Виноградову (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР) за ценные замечания в ходе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Зверева О. С. (1938). К морфологии и биологии *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries Белого моря. В кн.: Водоросли Белого моря и их промышленное использование. 1. Архангельск. — Макиенко В. Ф. (1970). Особенности структуры нематеция у *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries из Колючинской губы (Чукотское море). Нов. сист. низш. раст., 7. — Ромейс Б. (1953). Микроскопическая техника. М., ИЛ. — Chemin E. (1930). *Ahnfeltia plicata* Fries et son mode de reproduction. Bul. Soc. Bot. France, 77. — Chen L. C.-M. (1977). The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (*Rhodophyceae*, *Gigartinales*) in culture. Phycologia, 16, 2. — Farnham W. F., Fletcher R. L. (1976). The occurence of a *Porphyrodiscus simulans* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. Brit. Phycol. J., 11, 2.— Gregory B. D. (1934). On the life-history of *Gymnogongrus griffithsiae* Chart. and *Ahnfeltia plicata* Fries. J. Linn. Soc. London Bot., 49 (331). — Rosenvinge L. K. (1931a). The marine algae of Denmark contributions to their natural history. P. 4. *Rhodophyceae* IV. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 7, 4. — Rosenvinge L. K. (1931b). The reproduction of *Ahnfeltia plicata*. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd., 10, 2.

СО Полярного НИИ
морского рыбного хозяйства и океанографии,
Архангельск.

Получено 9 VI 1981.

УДК 581.526.3 (477.75)

С. К. Кожевникова

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ И ВЛАГОЛЮБИВЫХ ВИДАХ КРЫМА

S. K. KOZHEVNIKOVA. ON SOME RARE SPECIES OF THE SHALLOW WATER REGION AND HYDRIC HABITATS OF THE CRIMEA

Выявлены местонахождения 7 редких и исчезающих прибрежно-водных или связанных с сильно увлажненными местообитаниями видов в различных пунктах горного Крыма и его предгорий. Образцы этих растений в Гербарии Государственного Никитского ботанического сада или совсем отсутствуют или имеют давность сбора 50 и более лет.

Первая работа по созданию списков и каталогов редких, исчезающих и уничтожаемых растений Крыма, предлагаемых для заповедной охраны, была выполнена Ю. А. Луксом с соавторами (1975, 1976). Начиная с 1978 г. в Никитском ботаническом саду проводится планомерное исследование состава и эколого-биологических особенностей редких и эндемичных растений Крыма по методике В. Н. Голубева и Е. Ф. Молчанова (1978) с целью определения способов их охраны. Многочисленные флористические экскурсии позволили установить местонахождения целого ряда редких видов, обитающих в пресноводных водоемах (водохранилища, озерца) или на увлажненных, периодически затопляемых участках. Среди них есть растения, или совсем не представленные в гербарных сборах Никитского ботанического сада, или представленные гербарными образцами, собранными 50 и более лет тому назад, которые в последнее время не подтверждались ни гербарными экземплярами, ни литературными указаниями.

1. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Впервые этот вид в Крыму был найден в 1904 г. А. Э. Юнге (1908) в озерце на отрогах горы Кастель, и до 1907 г. он отмечал его присутствие на этом месте. В Гербарии Никитского ботанического сада гербарные образцы этого растения отсутствуют. По степени опасности исчезновения из флоры Крыма вид отнесен к первой категории, как исчезающий или, возможно, исчезнувший (Лукс и др., 1976). В 1978 г. обнаружено новое местонахождение *O. aquatica* в Симферопольском водохранилище у с. Лозового, где он образует на водной поверхности заросли, площадь которых ежегодно изменяется в зависимости от степени обводненности поймы, достигая в отдельные годы нескольких квадратных метров. Цветет со второй половины июля до начала сентября, плодоносит в сентябре—ноябре. Семена жизнеспособны, имеют всхожесть до 40%.

2. *Polygonum amphibium* L. В гербарии Никитского ботанического сада хранятся сборы Н. М. Зеленецкого из Симферополя, относящиеся к 1885 г., и М. И. Анисимовой и Т. С. Цириной, сделанные в 1926 г. в долине р. Биюк-Карасу близ с. Пешково (Южный Джанкой). Е. В. Вульф (1974) указывает также гербарные образцы этого вида с р. Индол. В 1978 г. этот вид обнаружен на территории Симферопольского водохранилища. Когда водохранилище заполнено и вся его пойма затапливается, растение занимает поверхность более чем в 10 м^2 в мелкой прибрежной зоне. При спаде воды в летние месяцы насчитывалось всего несколько десятков цветущих (в июле—августе) и плодоносящих (в августе—сентябре) экземпляров.

3. *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen. В Гербарии Никитского ботанического сада представлен образцами Зеленецкого (1885 г.) из Симферополя и А. Н. Андреева (1895 г.); Вульф (1953) указывает на экземпляры из окрестности с. Чернореченского. В 1976 г. *S. erecta* обнаружен на участке, периодически затопляемом водами Симферопольского водохранилища, на окраине с. Лозового. Встречается в сообществе с *Alisma plantago-aquatica*, *Mentha longifolia*, *Juncus sp.*, *Phragmites australis*, *Lythrum salicaria*, *Achillea salicifolia*, *Bidens tripartita*, *Xanthium californicum*. Участок ежегодно выкашивается, поэтому семенное возобновление у *S. erecta* почти отсутствует, а размножение осуществляется преимущественно вегетативным путем.

4. *Mentha arvensis* L. В Никитском ботаническом саду имеются всего два гербарных экземпляра. Первый собран Зеленецким в 1885 г. в Симферополе, второй — Анисимовой и Цириной в 1926 г. в пойме р. Биюк-Карасу близ с. Пешково (Южный Джанкой). Во «Флоре Крыма» (Вульф, 1966) приводится целый ряд местонахождений данного вида: пос. Мисхор, окрестности водопада Учансу, пос. Судак. В октябре 1978 г. единичные плодоносящие экземпляры *M. arvensis* найдены в том же сообществе, что и *Siella erecta*, на затопляемом участке у с. Лугового возле Симферополя.

5. *Sagina procumbens* L. В Гербарии Никитского ботанического сада хранится единственный экземпляр, собранный Вульфом в 1913 г. на Бабуган яйле (между Куш-Кая и Черкез-Кош). Данный вид был обнаружен в Крыму еще И. Г. Левелье в 1842 г., но это ускользнуло от внимания последующих исследователей флоры Крыма. Поэтому А. Яната и С. Гребенева (Яната, Гребеньова, 1924) считают, что *S. procumbens* был отмечен ими впервые для Крыма в 1913 г. на Никитской яйле. Вид указывался и для других яйл: Чатырдаг, Демерджи яйла (Вульф, 1947). В 1977 г. он был найден на отрогах Долгоруковской яйлы в верховьях р. Бурульча, в периодически затопляемой низине с луговой растительностью из *Alopecurus myosuroides*, *Alchemilla sp.*, *Polygonum bistorta*, *Carex sp.*, *Valeriana officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Stellaria graminea*. Несколько кочек на луговине были сплошь покрыты мелкими обильно плодоносящими экземплярами *Sagina procumbens*. Однако в следующем году это растение в данном месте отмечено не было. В каталогах редких видов (Лукс и др., 1975, 1976) не упоминается.

6. *Veronica scutellata* L. В Гербарии Никитского ботанического сада хранятся гербарные образцы, собранные К. Л. Гольде в 1903 и С. С. Станковым в 1907 г. на оз. Кара-Голь, а также сборы И. В. Ванькова и Е. В. Вульфа с озера на отрогах горы Кастель в 1906 г. Лукс с соавторами (1976) причисляют данный вид ко второй категории редких растений. Указаны также сборы из окрестностей Ялты и Алушты и под Чатырдагом (Вульф, 1969). По данным «Флоры УРСР» (1960), отмечается вблизи Гурзуфа. В 1977—1979 гг. собирали цветущие в июле и плодоносящие в августе-сентябре экземпляры этого растения на влажной луговине в верховьях р. Бурульчи в том же сообществе, что и *Sagina procumbens*, где обилие его изменяется в зависимости от условий увлажнения.

7. *Veronica beccabunga* L. Представлена в Гербарии Никитского ботанического сада единственным гербарным экземпляром, собранным Зеленецким в 1901 г. в окрестностях Белогорска. Отмечается также (Вульф, 1969) возле водопада Учансу и по руслу р. Отузки, а по данным «Флоры УРСР» (1960), — вблизи Гурзуфа. Вид отнесен ко второй категории редких видов (Лукс и др., 1976). В 1978—1980 гг. мы собирали этот вид в постоянных и сезонных пресных водоемах в различных пунктах горного Крыма. В 1978 г. небольшие заросли этого растения обнаружены над Ялтой (Иссарская тропа) во временном водоемчике в сообществе с другими влаголюбивыми видами: *Oenanthe pimpinelloides*, *Juncus* sp., *Carex* sp., *Ranunculus repens*. В конце июля имелись цветущие и плодоносящие экземпляры. В том же году вид собран на озере в с. Гончарное среди *Alisma plantago-aquatica*, *Mentha longifolia*, *Sparganium erectum*, *Galium palustre*, *Glyceria plicata*. В 1979 г. в окрестности с. Передовое (Черная речка) были найдены почти чистые заросли *V. beccabunga* на дне искусственного, слабо заполненного водоема.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н., Молчанов Е. Ф. (1978). Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма. Ялта. — Вульф Е. В. (1947, 1953). Флора Крыма, т. 2, в. 1 — М.; Л., Огиз-Сельхозгиз; в. 3 — М., Сов. наука. — Вульф Е. В. (1966, 1969). Флора Крыма, т. 3, в. 2 — М., Колос; в. 3 — Ялта, ГНБС. — Лукс Ю. А., Крюкова И. В., Привалова Л. А. (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Ялта, ГНБС. — Лукс Ю. А., Привалова Л. А., Крюкова И. В. (1976). Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны. Ялта, ГНБС. — Флора УРСР. (1960). Киев, Наукова думка. — Юнге А. Э.

(1908). К флоре Крыма. О пресноводной растительности Крыма. Тр. Бот. сада Юрьев. унив., 9, 1. — Я н а т а О., Г р е б е н ь о в а С. (1924). Нові рослини Кримскої яйли, зібрані в 1913 р. Укр. бот. журн., 2.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 26 VI 1981.

УДК 633.88 : 581.4

Е. А. Селиванова-Городкова

КРАТКАЯ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *PODOPHYLLUM PELTATUM* И *P. HEXANDRUM* S. L. (*PODOPHYLLACEAE*)

E. A. SELIVANOVA-GORODKOVA. A BRIEF BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *PODOPHYLLUM PELTATUM AND P. HEXANDRUM* S. L. (*PODOPHYLLACEAE*)

Дана краткая систематическая характеристика *Podophyllum peltatum* и *P. hexandrum* — ценных лекарственных растений.

На основании многолетних наблюдений приводится морфолого-биологическое сравнение этих видов.

Podophyllum peltatum L. и *P. hexandrum* Royle s. l. из сем. *Podophyllaceae* DC. порядка *Ranunculales* Lindley — травянистые многолетники, имеющие признаки однодольных (проводящая система стебля атактостелического типа и др.) и двудольных растений (строение семени и др.). Цветок одиночный актиноморфный, 4—7 см в диам., трехмерного типа, покровы расположены в два круга, с опадающей чашечкой, без нектарников. Тычинок 6—9 и более, некоторые систематики считают число тычинок неопределенным; у *P. peltatum* оно доходит до 29. Пыльники вскрываются экстрорзно, продольными щелями. Гинецей этого рода одно время относили к синкарпным, но позднее M. Guédés (1977) доказал, что он состоит из одного сросшегося плодолистика. Плод крупный, мясистый, ягодоподобный.

Род *Podophyllum* реликтовый, прототипный, осциллирующий, с азиатско-американским дизъюнктивным ареалом. М. Г. Попов (1954) причисляет этот род к арктотретичным. При столь изолированных местонахождениях названных видов их эволюция шла независимо друг от друга.

В цветке американского подофилла щитовидного *P. peltatum*, обитающего в листопадных лесах Северной Америки, часто колеблется число лепестков, еще чаще — число тычинок. В почке зимой и в начале вегетации ось побега оканчивается одиночным актиноморфным бутоном. В период активного роста листья поднимаются над побегом, а цветоножка с бутоном изгибается почти под прямым углом; это важно для опыления цветка насекомыми (Swanson, Schmen, 1976a, b). Цветки появляются под листьями. Околоцветник проявляет тенденцию к зигоморфии. Растения этого вида цветут уже при вполне развитых двух почти супротивных стеблевых листьях. На расположение листьев по укороченной спирали указывают строение узла, несколько различная величина и очертания листовых пластинок. Более примитивное спиральное расположение гетеробластно развивающихся ювенильных листьев свидетельствует об эволюционной продвинутости листорасположения дефинитивных листьев. Фертильные побеги с очередным листорасположением встречаются очень редко.

Подофилл шеститычиночный *P. hexandrum* s. l. — полиморфный вид, его родина — горный и высокогорный пояса Гималаев (1800—4500 м над ур. м.). Мы проводили наблюдения над видом *P. hexandrum* Royle и его разновидностью

P. hexandrum Royle var. *emodi* (Hook. f. et Thoms.) Selivan. (Селиванова-Городкова, 1969); разновидность морфологически хорошо отличается от основного вида менее изрезанной, трехлопастной пластинкой листа. Эти растения близки по биологии и физиологии. Их сравнительно-кариологическое изучение, проведенное В. Н. Косенко (1979), подтверждает, что названные таксоны по кариотипу не различаются и var. *emodi* следует рассматривать как разновидность.

У *P. hexandrum* s. l. цветок одиночный, крупный, 4—4.7 см в диам., трехмерный, его члены располагаются в два круга; зацветает растение в самом начале активного роста побега, сегменты пластинок стеблевых листьев складчато сложены вдоль оси побега под актиноморфным цветком на прямостоячей цветоножке. Раннее цветение тормозит развитие вегетативных органов. Листья оканчивают развитие только в фенофазе молодых плодов. Число стеблевых листьев фертильного побега одной особи — 2—3, реже — 1 или 4—5. Листорасположение явно очередное; длина междоузлий варьирует. Цветоножка изгибается только под тяжестью созревающего плода. Цветок по сравнению с *P. peltatum* эволюционно более продвинут: процесс олигомеризации коснулся андроцея. Число тычинок с крупными пыльниками и лепестков колеблется реже, чем у *P. peltatum*. Имеет место проявление закона морфологического несоответствия — гетеробатмия: наблюдается перекрещивание направлений специализации — *P. hexandrum* цветет одновременно с развитием побега, у *P. peltatum* надземный побег заканчивает развитие до цветения (Selivanova-Gorodkova, Mukhina, 1975).

Указанные морфологические различия, а также особенности побегообразования (см. ниже) и различный облик семян позволили нам выделить *P. hexandrum* s. l. в особую секцию рода *Hexandra* Selivan. (Селиванова-Городкова, 1975).

Семенные особи названных видов в условиях культуры начинают цвести обычно на 3—5-й год, реже на 2-й или 6—8-й. Цветки в Ленинградской обл. не имеют насекомых-опылителей. Опыление лабильное (Селиванова-Городкова, 1976). Тип прорастания семян геофильный (Dickson, 1884; Haccius, 1953, и др.) и дифференцированный. Посеянные в грунт, без специальной обработки семена прорастают в массе через вегетационный период (весною, через год); единичные особи — через 3—5 лет и позднее. При обработке семян серной кислотой или при проращивании в темноте при температуре 23—25° наблюдается ускоренное и дружное прорастание.

Исследуемые виды — ценные лекарственные растения, содержат почти во всех органах биологически активные вещества: подофиллин и его производные (из группы лигнанов), сохраняющиеся при культивировании. Эти вещества достаточно изучены в настоящее время; наибольшее их количество находится в подземных органах, которые обычно и используются. Успешно применяются при лечении папилломатоза гортани и мочевого пузыря, кондилом и других заболеваний (Havas, 1948; Kelly, Hartwell, 1954; Hartwell, Schrecker, 1958; Селиванова-Городкова, 1958; Кузнецова и др., 1959; Лебедев, 1961; Баньковский и др., 1962; Hegnauer, 1964, и др.).

Впервые подофилл в ботанических садах мира начали культивировать еще в XVII в., в России — в начале XIX (Селиванова-Городкова, 1959). Подофиллин был включен в Российскую фармакопею в 1880 г. как очень сильное слабительное, желчегонное и др. До революции подофиллин, полученный из дикорастущего *P. peltatum*, ввозился в Россию из Северной Америки. Позднее применялся подофиллин из *P. hexandrum*. В нашей стране первые попытки введения подофилла в культуру как лекарственного растения сделал Г. К. Крейер; его посадки под г. Павловском Ленинградской обл., к сожалению, погибли во время Великой Отечественной войны.

Осенью 1954 г. мы брали и высаживали корневищные черенки *P. peltatum* и *P. hexandrum* с метровых площадок коллекционных питомников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), а также из питомников Военно-медицинской академии и Ленинградского государственного университета. Материала хватило лишь на площадь 0.02 га, посадка проводилась на Научно-опытной станции БИН АН СССР Отрадное (Ленинградская обл.,

61° с. ш.), где растения культивируются до сих пор и зимуют в открытом грунте. К 1961 г. площадь под подофиллом уже равнялась 0.2 га.

Многие горные и высокогорные растения субтропиков и даже тропиков хорошо приживаются в более северных районах (Самыгин, 1940, и др.). *P. hexandrum* s. l. хорошо растет и плодоносит в горно-лесном поясе Евразии, например на Кавказе, в Тебердинском государственном заповеднике (наш посев и посадка 1965 г.), он плодоносит даже в Полярно-альпийском ботаническом саду в Хибинах (Аврорин, 1956).

В наших посадках наблюдалось увеличение размера *P. hexandrum* s. l.

По нашей просьбе летом 1955 и 1956 гг. физиолог А. Ф. Бельденкова в опыте (Научно-опытная станция Отрадное) в первую половину вегетации укорачивала длину дня до 12 ч, т. е. приближала ее к продолжительности дня родины этого растения, но ни в те годы, ни позднее у экспериментальных особей она не отмечала различия ни в морфологии, ни в фенологии. Возможно, опыт должен быть более продолжительным.

В 1961—1963 гг. посадочный материал *P. peltatum* из Отрадного был передан на поля совхоза лекарственных растений «Ленинградский» (близ г. Гатчина Ленинградской обл.), к сожалению, вскоре закрывшегося. Там подофилл осенью 1963 г. занимал площадь уже 1 га. Это первая опытно-производственная посадка подофилла в СССР (Селиванова-Городкова, Кузнецова, 1966). Посадочный материал этого совхоза послужил основой для посадок подофилла на полях других специализированных совхозов СССР, в первую очередь совхоза лекарственных растений «Мастисский» Львовской обл.

Запасы дикорастущего сырья *P. hexandrum* на его родине сильно снизились из-за бессистемной эксплуатации, поэтому в Манили (Пенджаб, Индия) на высоте 2000 м над ур. м. почти одновременно с нашими были начаты опыты по его семенному и вегетативному размножению (Badhwar, Sharma, 1963; Singh, 1964; Krishnamurthy et al., 1965, и др.).

Для лучшего понимания биолого-морфологических и других различий видов подофилла ниже приводим их сравнительную характеристику. Анатомо-морфологическое описание подофилла дано в работах Е. С. Смирновой (1959), Р. П. Барыкиной (1971) и др.

Морфо-биологическое сравнение

Podophyllum peltatum	*Podophyllum hexandrum* s. l.
Арктотретичный род (Попов, 1954)	
Равнинный вид умеренного пояса, за границу Голарктического царства не выходит.[1]	Горный и высокогорный вид субтропического пояса Гималаев, на границе Голарктического и Палеотропического царств.
Жизненная форма	
Геофит с длинным симподиальным корневищем. Побеги вневлагалищные (примитивный признак, по Т. И. Серебряковой, 1971). Прирост корневища ежегодный, боковые ответвления горизонтально распростертые, 6—15, редко до 27 см длины, оканчивающиеся одной фертильной почкой.	Геофит с симподиальным коротким корневищем, образующим дерновину. Побеги внутривлагалищные. 2—3 фертильных почки развиваются в непосредственной близости к материнскому побегу. Большой прирост корневища отмечен редко в старой части дерновин; он выносит почку центробежно в разреженную часть дерновины или на ее периферию.

[1] Ботанико-географическое деление приведено по А. Л. Тахтаджяну (1978).

Корневая система

Поверхностная, 30—45 см дл.

Глубокая, единичные корни до 130 см (достигают уровня грунтовых вод).

Начало вегетации в Ленинградской обл.

Во II и III декадах апреля.

В I декаде мая.

Весеннее отрастание

Дружное.

Растянутое.[2]

Отрастающие побеги

Побег появляется над почвой, покрытый почечными чешуями. Из почечных чешуй побег выходит почти одновременно с побегом *P. hexandrum*; он окрашен антоцианом менее интенсивно, чем последний, преимущественно в период активного роста, до цветения.

Побег появляется над почвой с незащищенным бутоном, направленным вверх. Почечные чешуи побега остаются на его подземной части или едва показываются из земли (Селиванова-Городкова, 1973). Побег окрашен антоцианом более интенсивно, окраска исчезает только к концу цветения.

Продолжительность вегетационного периода

130—145 дней. Рано уходит в покой (в августе) и хорошо подготовлен к зиме. Морозостоек.

145—160 дней. Осенью долго вегетирует, поэтому в зиму идет менее подготовленным; это одна из причин его меньшей морозостойкости следующей весной.

В условиях культуры, при осенней заготовке сырья (корневищ и корней) еще не отмершие побеги могут быть использованы в качестве сырья для получения подофиллина.

Влияние весенних заморозков
(наблюдение 16 V 1970, температура —7 °C)

Вегетативные органы не пострадали (хотя некоторые побеги были покрыты корочкой льда). Бутоны в массе погибли. Цвело менее 8% побегов, плодоносило 4% (Селиванова-Городкова и др., 1973). Высокая активность пероксидазы коррелирует с морозоустойчивостью вида (Селиванова-Городкова и др., 1973).

Растения пострадали. После воздействия мороза побеги, особенно начавшие цвести, сразу попав под утреннее солнце, погибали. Взамен их позднее развились новые, которые цвели и плодоносили. Активность пероксидазы значительно ниже, чем у *P. peltatum*.

---

[2] Вероятно, на родине это защитное приспособление. *P. hexandrum* — высокогорное растение, периодически подвергающееся воздействию заморозков.

Влияние засухи (наблюдения проведены в засушливый 1959 г.)

На участке с тяжелой глинистой почвой годичный прирост корневища почти отсутствовал. Почки возобновления развились близ материнского побега. В жаркие дни листья теряли тургор.

Корневища не пострадали и на глинистой почве. Листья в жаркие дни обычно не теряли тургора. Водоудерживающая способность листьев выше, чем у *P. peltatum*.

Отавность

Отсутствует, что характерно для эфемероидов, каковым является этот вид на юге естественного ареала (Селиванова-Городкова, 1958). Побеги, срезанные до цветения, одновременно с *P. hexandrum* s. l., в тот же год не возобновляются.

Развита. При удалении побегов и листьев в период цветения отрастали многочисленные мелкие базальные листья и единичные побеги, как и после заморозка. Они цвели и плодоносили.

Цветение

Во II декаде июня, дружное. Венчик не смыкается. Одиночные белые ароматные цветки распускаются в течение почти круглых суток.

Во II и III декадах мая, растянутое. Единичные цветки еще цветут и в июне. Цветок распускается только в 9—12 ч дня. Венчик неопыленного цветка смыкается во второй половине дня.

Плодоношение

Сравнительно слабое. В старых загущенных посадках перестает плодоносить: наблюдается опадение завязей. В парке БИНа за последние 28 лет не развилось ни одного плода.

Ежегодное и обильное (но не равномерное по годам). Этому способствует хорошо развитая касательная автогамия (Селиванова-Городкова, 1976). С одной многолетней сильной особи можно собрать до 1.5—2 кг (в единичных случаях и более) плодов с многочисленными семенами.

Плоды

Крупные, сочные, желтые, ароматные и сахаристые, но со смолистым привкусом, очень редко расклевываются птицами или поедаются мышами, осы их не трогают.

Крупные, сочные, оранжево-красные, декоративные, не обладают приятным ароматом, но часто расклевываются птицами, при этом семена далеко разбрасываются. В один из годов всю мякоть уничтожили осы, оставив чистые семена на почве. В мякоти зрелых плодов имеется незначительное количество подофиллина (анализы С. М. Андреевой). Мякоть пригодна для переработки (на варенье).

Отмирание надземных частей в конце лета (с августа)

Листья в массе блекнут и отсыхают, часто отпадают уже в августе. Хорошо развивается отделительный слой, и плоды нередко опадают на почву зелеными.

Листья принимают желто-красную (разной интенсивности) осеннюю окраску, сохраняющуюся до поздней осени. Отделительный слой развивается слабо. Иногда менее крупные зрелые плоды висят на отмерших побегах всю зиму.

Возобновление

Самосев практически отсутствует.

Самосев обилен, но только на обработанной почве. В травостое редок.

Поведение в ценозе

Конкурентоспособен. На обрабатываемых участках, позже занятых другими культурами, в течение долгого времени остается как сорняк благодаря способности к размножению придаточными корнями — естественными «корневыми черенками» (Селиванова-Городкова, 1967). На олуговевших участках, ранее занятых культурой этого вида, развиваются редкие фертильные побеги.

Не конкурентоспособен. Не является сорняком. На участках после культуры растения остаются только при наличии хотя бы маленького кусочка корневища, обычно изобилующего придаточными почками. Легко угнетается травянистыми растениями, фертильные побеги не развиваются. Естественных корневых черенков мы ни разу не отмечали.

Декоративность

Своеобразен в период весеннего отрастания (поднимающиеся пластинки щитовидных красновато-бронзовых листьев напоминают грибы). Летом — красивая сплошная зеленая листовая мозаика. Душистые цветки закрыты листьями. Побеги отмирают рано. В посадках хорошо сочетать с поздне-цветущими видами рода *Colchicum*.

Декоративен весной. Имеет розово-белые цветки и пурпурные, позднее бронзовые и зеленые листья, сохраняющиеся до поздней осени. Осенью декоративны яркие, оранжево-красные плоды, которые виднеются из-под желто-красной осенней листвы на фоне массивных блестящих стеблей (Селиванова-Городкова, 1971). В посадках хорошо сочетается с ранне-весенними видами родов *Chionodoxa*, *Crocus* и др.

Возможные районы культуры — лесные зоны и горно-лесные пояса СССР

Районы, климатические условия которых полностью сходны с таковыми.

Районы, климатические условия которых частично сходны с таковыми.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на полярный Север. М., Изд. АН СССР. — Баньковский Н. С., Зайцев Н. Г., Федоров И. В., Шевцов И. П. (1962). Применение подофиллина для лечения опухолей мочевого пузыря. Вопросы онкологии, 8, 8. — Барыкина Р. П. (1971). Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. Бот. ж., 56, 7. — Косенко В. Н. (1979). Сравнительно-кариологическое изучение представителей *Berberidaceae* s. l. Бот. ж., 64, 4. — Кузнецова Г. А., Селиванова-Городкова Е. А., Самохвалова А. С., Якимов П. А. (1959). Исследование *Podophyllum peltatum* L., произрастающего в Ленин-

градской обл. Бот. ж., 44, 9. — Кузнецова Г. А., Селиванова-Городкова Е. А., Якимов П. А. (1960). Способ получения подофиллина. Описание изобретения к авторскому свидетельству № 133 190. — Лебедев Н. Ф. (1961). Лечение больных с папилломами гортани подофиллином. Вестн. отоларингол., 1. — Попов М. Г. (1954). Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции. Бот. ж., 39, 6. — Самыгин Г. А. (1940). Фотопериодизм растений. Тр. Инст. физиол. раст. им. Тимирязева АН СССР, 3, 2. — Селиванова-Городкова Е. А. (1958). К познанию *Podophyllum peltatum* L. Тр. БИН АН СССР, 6, 6. — Селиванова-Городкова Е. А. (1959). К введению в культуру подофиллов — *Podophyllum peltatum* и *P. emodi* Wall. Тр. БИН АН СССР, 6, 7. — Селиванова-Городкова Е. А. (1967). Образование побегов на изолированных корнях *Podophyllum peltatum* L. ДАН СССР, 172, 6. — Селиванова-Городкова Е. А. (1969). О двух гималайских подофиллах (*Podophyllum* L.). Бот. ж., 54, 10. — Селиванова-Городкова Е. А. (1971). Подофилл шеститычиночный. Цветоводство, 2. — Селиванова-Городкова Е. А. (1973). Особенности морфологии и биологии побегов *Podophyllum hexandrum* Royle и *P. peltatum* L. Бот. ж., 58, 2. — Селиванова-Городкова Е. А. (1975). Новая секция рода *Podophyllum* (*Podophyllaceae* DC.). Нов. сист. высш. раст., 12. — Селиванова-Городкова Е. А. (1976). Биология цветения подофилла (*Podophyllum peltatum* L. и *P. hexandrum* Royle). Нов. культ. в народн. хоз. и мед. Материалы научн. конф. АН УССР, Киев. — Селиванова-Городкова Е. А., Кузнецова Г. А. (1966). Подофилл щитовидный. Выставка достижений народн. хоз. СССР. М., Наука. — Селиванова-Городкова Е. А., Михалева Е. Н., Мухина В. А. (1973). Интродукция подофилла на Карельском перешейке и его биологические особенности. Тез. докл. Всес. совещ. 13—15 марта 1973. Ритм роста и развития интродуцентов. М., ГБС АН СССР. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., Наука. — Смирнова Е. С. (1959). К познанию рода *Podophyllum* L. в связи с проблемой родства однодольных и двудольных растений. Докл. ТСХА, 46. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.; Л., Сельхозгиз. — Badhwar R. L., Sharma B. K. (1963). A note on the germination of *Podophyllum* seeds. Ind. Forester, 89, 6. — Dickson A. (1884). On the germination of *Podophyllum emodi*. Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 16. — Guédès M. (1977). Le gynécée de *Podophyllum* (*Berberidaceae*) monomerie vraie et placentations suturale de la portion congenitalement close du carpelle. C. R. Acad. Sci., D, 285, 7. — Haccius B. (1953). Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*). Planta, 41, 5. — Hartwell J. L., Schrecker A. W. (1958). The chemistry of *Podophyllum*. Fortschr. der Chemie Organ. Naturstoffe, 15, B. Wien. — Havas L. J. (1948). Oncolythic actions of some polyploidogenic agents (acenaphtene podophyllin and vitamin K), on «phytocarcinomata». Arch. Biol. Hungar., 11, 18. — Hegnauer R. (1964). Chemotaxonomie der Pflanzen, III. Basel. — Kelly M. G., Hartwell J. L. (1954). The biological effects and chemical composition of podophyllin. Rev. J. Nat. Cancer Inst., 14, 4. — Krishnamurthy T., Karira G. V., Sharma B. K., Kuldio Bhatia. (1965). Cultivation and exploitation of *Podophyllum hexandrum* Royle (syn. *P. emodi* Wall. ex Hook. f. Thomas). Ind. Forester, 91, 7. — Selivanova-Gorodkova E. A., Mukhina V. A. (1975). Heterobathmy in genus *Podophyllum* L. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса 3—10 июля 1975, 1. Л., Наука. — Singh J. (1964). Trials on cultivation of some medicinal and aromatic plants in Panjab. Ind. Forester, 90, 8. — Swanson S. D., Schmen S. H. (1976a). Reproductive biology of *Podophyllum peltatum* L. (*Berberidaceae*). Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Letters, 64. — Swanson S. D., Schmen S. H. (1976b). The biology of *Podophyllum peltatum* L. (*Berberidaceae*), the may apple, 2. The transfer of pollen and success of sexual reproduction. Bul. Torrey Bot. Club, N. Y., 103, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.734

В. В. Петровский

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) С СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

V. V. PETROVSKY. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) FROM THE NORTH-EAST OF ASIA

Potentilla rubelloides Petrovsky sp. nov. (sect. Aureae (Th. Wolf) Juz.). — Planta perennis. Caudex subcrassus, multiceps, caudiculis brevibus, residuis stipularum emortuarum atrofuscis plus minusve dense obtectis. Caules ascendente vel suberecti, 10—25 cm alti, apice 1—3-flori, folia radicalia multo superantes, rubri vel atro-violacei, inferne sparse, superne densiuscule pilosi, pilis appressis (inferne) et subpatentibus (superne). Folia basalia 7 (5)-foliolata, plerumque breviter petiolata, stipulis subcoriaceis rubro-fuscis auriculis ovato-lanceolatis margine longe pilosis; petioli 2—6 cm longi, pilis 0.7—0.8 mm longis subappressis sparse vestiti; foliola foliorum basalium sessilia, ambitu late obovata, basi cuneata, vel oblongo-obovata, interdum apice subtruncata, plerumque tantum in dimidio superiore serrata vel incisoserrata, dentibus utrinque 3—5 approximatis lanceolatis acutis vel sensim obtusatis apice sine projectura supra glabrescentia, margine pilis longiusculis sericeis sparsis et subtus ad nervos pilis albis longis subpatentibus raris vestita; foliola intermedia 10—20 mm longa, 6—12 mm lata, cetera paulo minores. Foliola foliorum caulinorum inferiorum similia, sed minora. Flores breviuscule pedicellati, pedicellis fructiferis valde protractis gracilibus erectis ca. 15 mm latis. Calyces insigniter pilosi; sepala rubescentia, triangulari-lanceolata, episepala lineari-lanceolata, subaequilonga. Petala lutea, plus minusve late obovata, emarginata, calyce sesquilongiora. Stamina 20—25, antheris ovatis vel subrotundis 0.4—0.5 mm longis. Receptaculum pilosum, polycarpum. Stylus subterminalis, stigmate dilatato, carpello maturo brevior. Nuculae maturae virescentes vel flavescenti-virides, ca. 1 mm longae, leves.

H a b i t a t in tundris herbosis ad flumina Terrae Tschuktschorum.

T y p u s (et isotypi): In montibus partis centralis Terrae Tschuktschorum, in systemate fluminis Kuvet, ad rivulum Volczok, 25 VII 1966, fl. et fr. mat., B. Yurtzev (LE).

P a r a t y p i: Terra Tschuktschorum, pars centralis, ad flumen Kuekvunj, ad ostium fluminis Alarmagtyn, 16 VIII 1965, B. Yurtzev; ibid., ad ostium fluminis Severnyj Umkrynnet, 22 VII 1966, V. Petrovsky; in montibus Anjuensibus, ad lacum Tytyl, 14 et 21 VIII 1980, V. Petrovsky (LE).

A f f i n i t a s. A *P. rubella* Sörensen foliis plerumque 7-foliolatis et floribus minoribus differt.

Общий облик и большинство морфологических признаков описываемого вида чрезвычайно сходны с таковыми эндемичного восточно-гренландского вида *P. rubella*. Сравнение наших образцов с изображениями (см.: Gelting, 1934) и единственным гербарным образцом *P. rubella* (аутентиком), хранящимся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), выявило только два заметных различия у чукотских и гренландских растений: первые в большинстве случаев имеют листья с 7 листочками и более мелкие цветки. Весьма сходна и экология этих двух видов: *P. rubella* очень часто

растет по днищам долин и, как правило, на известковистых почвах; большинство растений *P. rubelloides* также встречено на речных террасах — в полосах, где имеет место подток обогащенных карбонатами вод. Первоначально растения *P. rubelloides* отождествлялись с *P. crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch. (ср. Юрцев и др., 1979), но более тщательное их изучение выявило, что по некоторым морфологическим признакам *P. rubelloides* гораздо ближе к *P. stipularis* L. — виду, повсеместно встречающемуся в горных районах Чукотки.

Пока *P. rubelloides* найден только в средней части Чукотского нагорья (Экиатапский массив), а также в Анюйском нагорье (Илирнейский кряж) и может рассматриваться как эндемик Чукотки. Вполне возможно, что растения *P. rubelloides* коллекторы иногда пропускают из-за внешнего сходства с тривиальным во многих районах северо-востока Азии видом *P. stipularis*. Как указывалось выше, растения *P. rubelloides* ранее отождествлялись с *P. crantzii*, но от этого последнего вида они четко отличаются 7-листочковыми базальными листьями, заостренными зубцами листочков и их формой. От гренландского *P. ranunculus* Lange наш таксон отличается также прежде всего 7-листочковыми базальными листьями и отчетливым волосистым опушением почти всех надземных частей растений.

Potentilla anjuica Petrovsky sp. nov. — Planta perennis. Caudex breviter reptans, eramosus vel parum ramosus, residuis stipularum emortuarum atrofuscis tectus. Caule 1—3 (raro usque ad 5—8), erecti vel ascendentes, 10—35 cm alti, firmuli, in triente superne ramosi, rubri, rarius virescentes, pilis ca. 1 mm longis densis saepe flexuosis patentibus mollibus et aliis brevissimis non admodum densis vestiti. Folia basalia quinata (raro partim ternata); petioli pilis simplicibus rectiusculis longis et brevibus, necnon glandulosis brevissimis obtecti. Folia caulina brevius petiolata, ternata, rarius simplicia. Foliola foliorum oblongo-obovata, basi cuneata, profunde dentata, dentibus latis obtusis vel subacutis, supra viridia, pilis rigidis subappressis vel subpatentibus sparsis tecta, subtus opaca, cana vel canescenti-viridia, ad nervos pilis plus minusve subappressis vel subpatentibus, inter nervos pilis tenuibus curvatis flexuosis vel crispatis induta; foliolum medium ca. 1—3 cm longum, dentatum, dentibus utrinque 3—5 subacutis vel subobtusis.

Inflorescentia plus minusve laxa, 2—4 flora. Flores 1.5—2 cm in diam. Hypanthium pilis longis rigidis rectiusculus tectum. Calyx pilis longis rigidis et aliis brevibus rectiusculis curvatis vel rarius crispatus tenuibus vestitus plus minusve glandulosus. Sepala ovata, subacuta, 5—7 mm longa et 2.5—3.5 mm lata; episepala oblongata, subobtusata, 4—6 mm et 2—3 mm lata, sepalis interioribus breviora veleis aequilonga. Petala lutea, emarginata, calicem conspicue superantia. Stamina 20—25, antheris late ellipticis vel orbicularibus parvis (0.4—0.5 mm longis). Stylus basi modice papillosus, papillis 0.6—0.8 mm longis, stigmate plus minusve dilatato. Nuculae maturae pallide virides ca. 1.1—1.4 mm longae, leves. Numerus chromosomatum 2n=42.

Habitat in herbosis ad ripas fluviorum Terrae Tschuktschorum occidentalis (edita montium Anjujskoje).

Typus: Terra Tschuktschorum occidentalis, edita montium Anjujskoje, in systemate fluminis Malyj Anjuj, juxta flumen Pogynden, ad ripam rivuli Jagodnyj, 19 VII 1974, fr. mat., V. Petrovsky (cum isotypis, LE).

Paratypi: Ibidem, 3 VII, 6 VII, 13 VII, 20 VII et 16 VIII 1974 (LE, PR).

Affinitas. *P. crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch similis, a qua praecipue foliis rigidiusculis, stipulis latioribus rigidioribus subtus dense pilosis, foliolis foliorum saltem subtus tomento laxo canescenti obtectis, calycibus plerumque plus profunde sectis majoribus pilis longis densioribus indutis, stylis papillosis et pubescentia plantae totae discrepat.

Лапчатка анюйская. Этимология: Анюй — Малый и Большой — правые нижние притоки р. Колымы; их бассейны охватывают большую часть Анюйского нагорья, где найден вид.

Хотя габитуально новый вид похож на *P. crantzii*, от последнего он совершенно определенно отличается наличием курчавых волосков (и даже войлочного опушения) на нижней поверхности листьев, формой листочков и их зубцов, характером опушения всех частей растения. Мы не имели возможности сравнить

растения *P. anjuica* с экземплярами типичного европейского *P. crantzii*, но И. Сояк (Прага), видевший паратипы *P. anjuica*, считает, что эти два вида различаются также прилистниками прикорневых листьев, расположением листьев на каудексе и столбиками (личное сообщение). По мнению Сояка, внешнее сходство этих видов является прекрасным примером конвергенции.

Несмотря на то что *P. anjuica* найден только в одном пункте, нельзя предполагать, что это реликтовое местонахождение. Многочисленность локальной популяции вида, высокая жизненность и полиморфизм большинства встреченных растений, приуроченность их к подвижным аллювиальным субстратам скорее свидетельствуют об активной позиции таксона. В процессе отбора типовых образцов в природе удалось собрать большую и очень однородную серию растений. В связи с этим изотипы *P. anjuica* будут изданы в качестве эксикатов в серии «Список растений Гербария флоры СССР». Вполне вероятно, что ареал этого вида не ограничивается одним пунктом, и есть все основания предполагать, что *P. anjuica* произрастает также по крайней мере в радиусе 50 км к западу, северу и востоку от известного ныне местонахождения.

По комплексу морфологических признаков *P. anjuica* более всего тяготеет к секции *Aureae* (Th. Wolf) Juz., однако наличие войлочного опушения на листьях формально исключает возможность отнесения вида к этой секции и вопрос о систематическом положении *P. anjuica* остается открытым.

Считаю своим приятным долгом поблагодарить И. Сояка и Р. В. Камелина за полезные советы при обсуждении вопросов, связанных с систематикой лапчаток, а также Б. А. Юрцева за помощь в составлении латинского диагноза.

ЛИТЕРАТУРА

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5—6. Gelting P. (1934). Studies on the vascular plants of East Greenland between Franz Josef Fjord and Dove Bay. Meddel. Grönland, 101, 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 VI 1981.

УДК 005 : 576.16 : 582.993

В. М. Ханминчун

НОВЫЙ ВИД РОДА *CANCRINIA* (*ASTERACEAE*) ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

V. M. KHANMINCHUN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CANCRINIA* (*ASTERACEAE*) FROM TUVA ASSR

Описан новый для науки вид *Cancrinia krasnoborovii*, по внешнему облику близкий среднеазиатскому *C. chrysocephala*, по морфологии семянки напоминающий *C. discoidea*.

Во время экспедиции 1980 г. в Монгун-Тайгинском р-не юго-западной Тувы, на южном склоне горы Эрен-Карагач в бассейне р. Аспайты были собраны не известные ранее для флоры Тувы растения, образующие плотные дерновинки. Выяснилась принадлежность этих растений к роду *Cancrinia* Kar. et Kir., представители которого распространены в горных районах Средней и Центральной Азии от Алтая на севере до Афганистана на юге («Флора СССР», т. 26, 1961 : 294). Собранные нами растения оказались совершенно оригинальны; описываем их как новый вид для науки (рис. 1, 2, 3*а*, *в*).

Cancrinia krasnoborovii V. Khan. sp. nov. (fig. 1). — Suffruticulus caespitulos densos ad 5 cm in diam. formans, pilis flexuosis albis longis tomentum

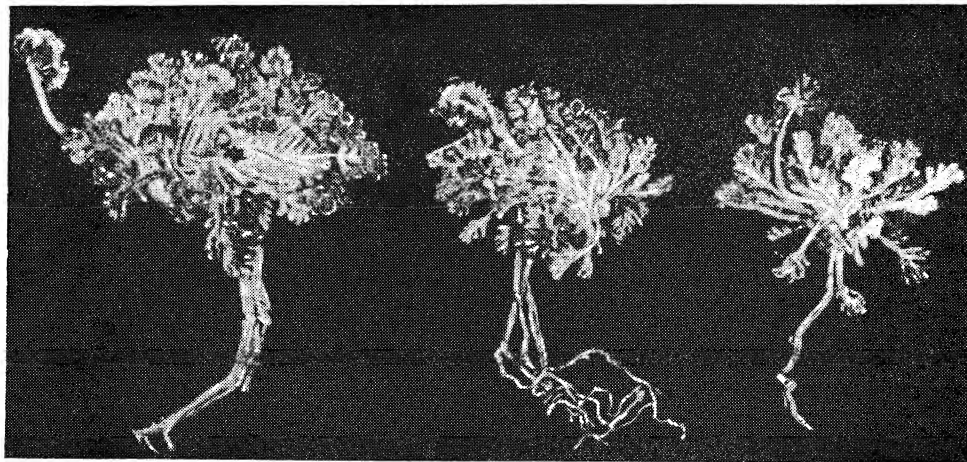


Рис. 1. Общий вид *Cancrinia krasnoborovii.*

laxum formantibus tectus, quam ob rem griseolus videtur. Radix palaris ad collum ad 6 mm in diam. Caules abbreviati, ad 1 cm alti, per totam longitudinem residuis coralloideis foliorum siccorum tecti. Folia viridia, in rosula terminali congesta, numerosa, ad 2.2 cm longa, 0.6—0.8 mm lata, petiolis sat longis laminae aequilongis vel ea longioribus, lamina ambitu ovata pinnatipartita, laciniis primariis utrinque 2—4, 2—4 (5) palmatipartitis (fig. 2). Pedunculi 4—6, erecti vel nutantes, ad 3.5 cm longi, aphylli vel folio uno integro lanceolato 0.5 cm longo praediti.

Calathidia solitatia, 8—12 mm in diam. Receptaculum vix foveolatum, glabrum. Involucri 4—5-serialis (fig. 3, *а*) phylla exteriora acute triangularia, copiose laxe albo-tomentosa, viridula, margine paleaceo fusco angusto, 3.7—4.0 mm longa, basi 1.7—1.9 mm lata; media majora, margine paleaceo fusco late irregulariter dentato, oblonga, secus nervum medium viridia, in dimidio superiore vix roseo-violacea, 5.0—5.5 mm longa, 1.8—2.0 mm lata (in parte media); interiora anguste oblongo-obovata, 3.0—3.2 mm longa, 1.0—1.6 mm lata, dimidio superiore margine paleaceo irregulariter dentato fusco ad apicem dilatato. Flores omnes tubulati, hermaphroditi. Corolla 2.4—2.6 mm longa. Stylus unacum stigmate 1.7—2.1 mm longus. Achenia glabra, 1.5—1.9 mm longa, 0.7 mm lata, quinquecostata, coronula obliqua e paleis 5 denticulatis, quarum tribus 1.3—1.6 mm longis et 0.5—0.7 mm latis, duabus vero 0.6—0.7 mm longis et 0.5 mm latis (fig. 3, *б*) formata. Fl. VII, VIII, fr. VIII.

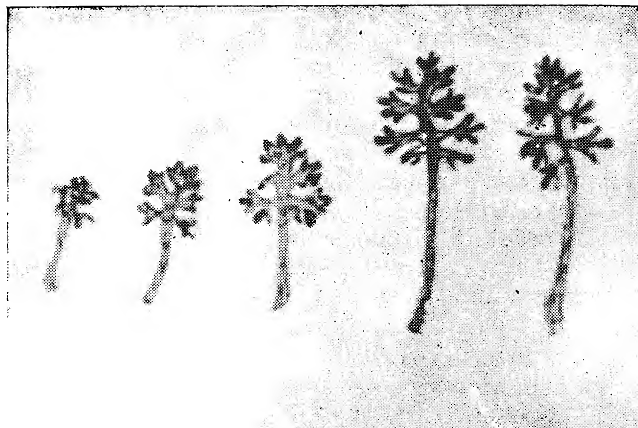


Рис. 2. Листовые пластинки *Cancrinia krasnoborovii.*

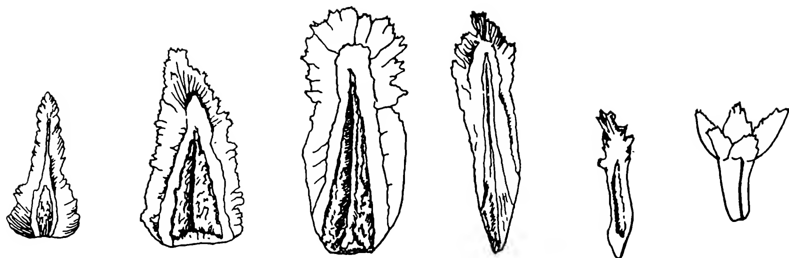


Рис. 3. Листочки обертки (*а*) и семянка (*б*) *Cancrinia krasnoborovii.*

Typus: RSSA Tuva, distr. Mongun-Taiginensis, in viciniis pagi Kysyl-Chaj, 15 km ad meridiem, mons Eren-Karagacz, ad declive australi vallis fl. Aspajta, 2750 m s. m., in maculis argillosis inter schistosa, 10 VIII 1980, V. Khanminchun (NS). Isotypus (LE).

Affinitas. Species nova habitu speciebus sectionis *Cancrinia* et *C. chrysocephalae* Kar. et Kir. speciei Asiae Mediae incolae praecipue affinis est, a qua tamen acheniis glaberrimis coronula obliqua e paleis 5 (nec 6—8 (12)) indistincte denticulatis oblongo-ovatis (nec lanceolatis vel oblongo-linearibus) duplo-triplo brevioribus formata, pedunculis tam erectis quam nutantibus necnon minutie partium omnium differt. Species nostra achenii structura et coronula obliqua quinquelobata speciei e sectione Matricarioides Tzvel. — *C. discoidea* (Ledeb.) Poljak. similis est, sed habitu et chromosomatum numero (A. A. Krasnikovio determinante — 2n=14) ab ea valde differt.

Полукустарничек, образующий густые дерновинки до 5 см в диам. Растение опушено длинными белыми извилистыми волосками, образующими рыхлый войлок, отчего выглядит сероватым. Корень стержневой, у корневой шейки до 6 мм в диам. Стебли укороченные, до 1 см выс., по всей длине густо покрыты коралловидными остатками сухих листьев. Зеленые листья, сосредоточенные в верхушечной розетке, до 2.2 см дл. и 0.6—0.8 мм шир., на довольно длинных, равных пластинке или длиннее ее черешках. Пластинки листьев в очертании яйцевидные, перисто-раздельные; доли первого порядка в числе 2—4 с каждой стороны, 2—4 (5)-пальчато-раздельные. Цветоносы в числе 4—6, прямостоячие или поникающие, до 3.5 см дл., безлистые или с одним ланцетным цельным листом 0.5 см дл.

Корзинки одиночные, 8—12 мм в диам. Цветоложе слабоячеистое, голое. Листочки обертки 4—5-рядные; наружные — остротреугольные, с обильным рыхлым беловойлочным опушением, зеленоватые, с узкой бурой пленчатой каймой по краю, 3.7—4.0 мм дл. и 1.7—1.9 мм шир. (у основания); средние — более крупные, по краю с широкой бурой пленчатой неправильно зубчатой каймой, продолговатые, по средней жилке зеленые, с розово-фиолетовым оттенком в верхней половине, 5.0—5.5 мм дл. и 1.8—2.0 мм шир. (в средней части); внутренние — продолговато-обратно-узкояйцевидные, 3.0—3.2 мм дл. и 1.0—1.6 мм шир., в верхней половине с бурой расширяющейся к верхушке неправильно зубчатой пленчатой каймой. Цветки все трубчатые, обоеполые. Венчик 2.4—2.6 мм дл. Столбик с рыльцем 1.7—2.1 мм дл. Семянки голые, 1.5—1.9 мм дл. и 0.7 мм шир. с пятью ребрами, со скошенной коронкой из 5 мелкозубчатых пленок: 3 пленки по 1.3—1.6 мм дл. и 0.5—0.7 мм шир., 2 пленки 0.6—0.7 мм дл. и 0.5 мм шир. Цветет в июле—августе, плодоносит в августе.

Тип: Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окрестности пос. Кызыл-Хая в 15 км на юг, гора Эрен-Карагач, южный склон долины р. Аспайты, высота 2750 м над ур. м., на глинистых пятнах среди щебнистых осыпей, 10 VIII 1980, В. Ханминчун (NS). Изотип (LE).

Родство. Новый вид по внешнему облику близок представителям секции *Cancrinia* и в особенности среднеазиатскому *C. chrysocephala* Kar. et Kir.,

но в отличие от него имеет совершенно голые семянки, скошенную коронку из 5 (а не 6—8 (12)) неясно зубчатых яйцевидно-продолговатых (а не ланцетных или продолговато-линейных) пленок в 2—3 раза меньшей длины, наряду с прямостоячими есть и поникающие ножки корзинок; характеризуется также меньшими размерами всех органов. По морфологии семянок и по скошенной 5-лопастной коронке близок к виду секции *Matricarioides* Tzvel. — *C. discoides* (Ledeb.) Poljak., но по облику и числу хромосом (по определению А. А. Красникова — $2n=14$) совершенно отличен от него.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 1 VIII 1981.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ДМИТРИЙ ПЕТРОВИЧ ВОРОБЬЕВ
(к 75-летию со дня рождения)

P. G. GOROVOY. DMITRY PETROVICH VOROBYEV
(TOWARDS 75TH BIRTHDAY)

Дмитрию Петровичу Воробьеву — известному дальневосточному флористу, систематику и дендрологу — 3 XI 1981 исполнилось 75 лет.

Д. П. родился в пос. Иман (теперь г. Дальнереченск) Приморского края в семье провизора. В 1916 г. семья переехала во Владивосток, где Д. П. закончил среднюю школу и в 1924 г. поступил на лесное отделение агрономического факультета Дальневосточного государственного университета. В студенческие годы Д. П. начал исследовательскую работу в кабинете дендрологии университета под руководством профессоров А. А. Строгого, В. Ф. Овсянникова, В. М. Савича. Участвуя в 1927 г. во 2-й Амурской экспедиции (в район современного г. Комсомольска), в 1928 г. в экспедиции Приморского переселенческого управления в Приханкайских районах и в 1931 г. в Удско-Власьевской экспедиции Хабаровского края, Д. П. выполнял работу геоботаника. В 1929 г. он возглавлял экспедицию Кожсиндиката по определению запасов бадана на юге Приморского края. После службы в армии Д. П. в 1930—1932 гг. работает научным сотрудником Дальневосточного краевого научно-исследовательского института.

С 1932 г. и до выхода на пенсию в конце 1980 г. Д. П. трудился в дальневосточных учреждениях АН СССР. В 1932—1934 гг. он работает научным сотрудником Дальневосточного филиала АН СССР во Владивостоке. С 1934 по 1945 г. исследовательская работа Д. П. проходила на Горнотаежной станции АН СССР (недалеко от г. Уссурийска), где он занимал должности сначала директора, а затем старшего научного сотрудника. При организации в 1944 г. Дальневосточной базы АН СССР, а затем и филиала АН СССР Д. П. переезжает во Владивосток. Здесь он работает в отделе ботаники и растениеводства ДВФ АН СССР. С 1962 г. во вновь организованном Биолого-почвенном институте ДВФ АН СССР Д. П. работает старшим научным сотрудником лаборатории геоботаники и систематики высших растений. В период с 1968 по 1975 г. он возглавляет лабораторию систематики высших растений, а после 1975 г. работает старшим научным сотрудником этой же лаборатории.

Первые публикации Д. П. посвящены интересным флористическим находкам. Это направление в его исследовательской работе сохраняется в течение всего творческого пути; регулярно появляются его сообщения в печати о новых и редких для Дальнего Востока и СССР родах и видах растений. Участие в геоботанических экспедициях в конце 20-х и в 30-х гг., тщательное изучение флоры Уссурийского (б. Супутинского) заповедника и южных отрогов Сихотэ-Алиня позволили Д. П. обобщить накопленные наблюдения в работах «Растительный покров южного Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем» (1935), «Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР» (1936), «Растительность южной части побережья Охотского моря» (1937), «Обзор дальневосточных видов рода *Actinidia* Lindley» (1939). В этот период Д. П., сочетая широкий кругозор флориста и наблюдательность геоботаника, дает рекомендации по практическому использованию дальневосточных плодово-ягод-

ных растений и выявлению наиболее перспективных групп для селекционной работы. В годы Великой Отечественной войны исследования Д. П. были направлены на изучение лекарственных (лимонника) и кормовых растений и их культуры в условиях Приморья, на обеспечение колхозов и совхозов необходимыми семенами из питомника Горнотаежной станции.

В 1946 г. Д. П. участвовал в первой советской экспедиции на Курильские острова. По материалам этой поездки была написана работа о флоре и растительности Курильских островов, защищенная как кандидатская диссертация и удостоенная в 1954 г. премии Президиума АН СССР. В результате исследований Д. П. сведения о курильской флоре пополнились более чем на 250 видов. Его сборы с Курильских островов использовались для работы над 15—30 томами «Флоры СССР».

После написания «Определителя весенних растений Приморья» в 1949 г. Д. П. продолжил это направление исследований, опубликовав в 1958 г. «Определитель деревьев и кустарников Приморья и Приамурья». Он участвовал как основной автор в коллективных работах «Определитель растений Приморья и Приамурья» (1966), «Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974), «Определитель сосудистых растений Камчатской области» (1981). Был подготовлен к изданию «Определитель растений окрестностей г. Владивостока», написанный Д. П. перед уходом на заслуженный отдых.

В 1957 г. Д. П. в составе советско-корейской ботанической экспедиции посетил Корейскую Народно-Демократическую Республику, что дало ему возможность детально ознакомиться с флорой этой интересной страны и собрать гербарий, который постоянно используется при определении флористических новинок, обнаруживаемых в южных и юго-западных районах Приморского края. Бесспорной и неоценимой заслугой Д. П. нужно считать создание им Дальневосточного регионального гербария (VLA). Много внимания Д. П. уделил сохранению сборов В. Л. Комарова, И. К. Шишкина, Е. Н. Клобуковой-Алисовой и др. при многочисленных переездах гербария. На основе этих коллекций, дополненных Д. П. и сотрудниками ботанических и лесоводческих подразделений ДВФ АН СССР, а затем и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, Дальневосточный региональный гербарий к 1973 г. насчитывал около 100 тыс. листов и в нем было представлено более 90% видового состава дальневосточной флоры. Организованные Д. П. отделы «Флора сопредельных стран» и «Общий гербарий» продолжают сейчас пополняться за счет обмена с отечественными и зарубежными Гербариями.

Исследовательскую работу Д. П. сочетал с педагогической. В 1959 г. в Дальневосточном государственном университете Д. П. прочитал новый курс «Флора Дальнего Востока». Под его руководством выполнялись курсовые и дипломные работы, а аспиранты и соискатели защитили кандидатские диссертации. Он много внимания уделял общественной работе на постах народного заседателя, пропагандиста, члена краевого комитета профсоюзов. Заслуги юбиляра отмечены правительственными наградами — медалями СССР и Грамотой Президиума Верховного Совета РСФСР.

Д. П. доброжелателен, готов помочь советом и поддержать молодых исследователей, способствовать их творческому росту.

Ученики Дмитрия Петровича и его товарищи по работе желают юбиляру здоровья, бодрости, продолжения активной творческой работы и успехов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Д. П. ВОРОБЬЕВА

1933. Находка *Hymenophyllum wrightii* V. D. Bosch в Сучанском районе ДВ края. Вестн. ДВФ АН СССР, 1—3 : 141—143.

1934. Новые местонахождения двух редких видов растений *Dryopteris sichotensis* Kom. и *Armeria arctica* Wallr. в Южно-Уссурийском крае. Вестн. ДВФ АН СССР, 10 : 124.

1935. Работа Горнотаежной станции ДВФ АН СССР в 1935 г. Вестн. ДВФ АН СССР, 14 : 186—187.

Растительный покров южного Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 1 : 287—374.

1936. Горнотаежная станция Дальневосточного филиала Академии наук СССР и заповедник уссурийской флоры и фауны. Тр. Горнотаежн. станции ДВФ АН СССР, 1 : 9—13.

Заповедник южно-уссурийской флоры и фауны. (Горнотаежная станция Дальневосточного филиала АН СССР). В кн.: Заповедники Дальневосточного края: 49—52. Хабаровск.

Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Тр. Горнотаежн. станции ДВФ АН СССР, 1 : 63—92. (Совместно с Г. Э. Куренцовой, З. И. Лучник, Т. В. Самойловой, А. М. Скпбинской).

1937. Растительность южной части побережья Охотского моря. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 2 : 19—102.

1938. Горнотаежная станция Дальневосточного филиала Академии наук СССР (итоги и перспективы). Владивосток. 68 с. (Совместно с И. И. Жиляковым, А. И. Куренцовым, Т. П. Самойловым).

[*Рец.*] Nakai T. Species generi Veratri in Regione Manschurico-koreana sponte nascentes. Вестн. ДВФ АН СССР, 29 (2) : 198.

1939. Обзор дальневосточных видов рода *Actinidia* Lindley. Тр. Горнотаежн. станции ДВФ АН СССР, 3 : 5—38.

1941. 45 лет научной деятельности академика В. Л. Комарова по Дальнему Востоку (1895—1940). Тр. Дальневост. Горнотаежн. станции им. В. Л. Комарова, 4 : 9—13.

1946. Кормовые травы и их культура в горнотаежных районах Приморья. Тр. Дальневост. Горнотаежн. станции им. В. Л. Комарова, 5 : 169—200.

1947. Растительность Курильских островов. Изв. ВГО, 79, 4 : 473—474.

1948. О флоре Курильских островов. В кн.: Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока, 1 : 33—38. Владивосток.

1949. Определитель весенних растений Приморья. Владивосток, Примиздат. 52 с.

1951. О заселении осиной выгоревших лугов в Приморском крае. Сообщ. ДВФ АН СССР, 2 : 26.

1954. К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае. Комаровские чтения, 4 : 3—22. Владивосток.

1955. Восьмые «Комаровские чтения». Сообщ. ДВФ АН СССР, 8 : 88—89.

1956. Материалы к флоре Курильских островов. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 3 (5) : 3—79.

1958. Дендрофлора Приморья и Приамурья. В кн.: Тезисы докладов на сессии Совета Дальневосточного филиала Академии наук СССР по итогам научных исследований за 1957 год: 51—52. Владивосток.

О поездке в Корейскую Народно-Демократическую Республику. Бот. ж., 43, 12 : 1775—1777. (Совместно с И. Ф. Беликовым и И. В. Грушвицким).

Определитель деревьев и кустарников Приморья и Приамурья. Благовещенск, Амурск. кн. изд. 184 с.

Хвойник односемянный (*Ephedra monosperma* C. A. Mey.). в южном Приморье. Сообщ. ДВФ АН СССР, 9 : 85—91. (Совместно с Г. Э. Куренцовой).

1959. Дальневосточные растения в работах И. В. Мичурина. Тр. Горнотежн. станции ДВФ АН СССР, 6 : 111—115.

Итоги геоботанического картирования советского Приморья. В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. ДВФ АН СССР: 7—26. М. (Совместно с Б. П. Колесниковым, Г. Э. Куренцовой, И. Т. Ивановой, Т. П. Покровской, В. А. Розенбергом).

1960. Новые данные о флоре южных Курильских островов — Кунашир и Итуруп. В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов: 79—86. Магадан.

1961. Физико-географические районы. В кн.: Дальний Восток (физико-географическая характеристика): 301—411. М., Институт географ. АН СССР. (Совместно с Г. Н. Витвицким, Н. Е. Кабановым, И. И. Кармановым, Б. П. Колесниковым, А. И. Куренцовым, Ю. А. Ливеровским, В. В. Никольской, Б. Ф. Петровым).

[*Рец.*] Грушвицкий И. В. Женьшень. Вопросы биологии. Л., 1961. Изв. СО АН СССР, 11 : 148—149. (Совместно с И. И. Брехманом и И. Ф. Беликовым).

1962. Аконит скальный. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 45 : 53—55. (Совместно с В. Н. Ворошиловым).

Ботанические исследования и дальнейшие задачи. В кн.: Тезисы докладов на юбилейной сессии, посвященной 30-летию Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова СО АН СССР. (Вып.) 3, сер. биол.: 5—9. Владивосток.

Новая для флоры СССР деревянистая лиана *Pueraria hirsuta* (Thunb.) C. K. Schn. Бот. ж., 47, 8 : 1194—1196. (Совместно с З. Г. Валовой).

1963. Растительность Курильских островов. М.; Л., Изд. АН СССР. 92 с.

1964. О некоторых новых и редких видах во флоре Приморья и Приамурья. Комаровские чтения, 12 : 46—68. Владивосток.

1966. Итоги изучения флоры и растительности Дальнего Востока в 1959—1965 гг. В кн.: Проблемы биологии на Дальнем Востоке. (Тез. докл. на годичной сессии ДВФ СО АН СССР): 79—82. Владивосток. (Совместно с К. Д. Степановой и Г. Э. Куренцовой).

Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. 491 с. (Совместно с В. Н. Ворошиловым, П. Г. Горовым, А. И. Шретером).

1968. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., Наука. 277 с.

1969. Редкие виды во флоре Приморья и Приамурья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения академика В. Л. Комарова (1869—1969): 119—123. Владивосток.

1971. Дендрофлора северо-восточных районов Дальнего Востока. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 1 : 157—158. Владивосток.

Мои встречи с В. Л. Комаровым. Комаровские чтения, 18 : 47—50. Владивосток.

1974. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., Наука.

371 с. (Совместно с В. Н. Ворошиловым, Н. Н. Гурзенковым, Ю. А. Дорониной, Е. М. Егоровой, Т. И. Нечаевой, Н. С. Пробатовой, А. И. Толмачевым, А. М. Черняевой).

1975. Features of the Soviet Far East flora. В кн.: Тез. докл. XII Междунар. бот. конг., 1 : 123. Л., Наука. (Совместно с В. Н. Ворошиловым и П. Г. Горовым).

1976. Новый вид *Megadenia* Maxim. (*Brassicaceae*) на Дальнем Востоке. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 101 : 58—61. (Совместно с В. Н. Ворошиловым и П. Г. Горовым).

1978. Папоротники советского Дальнего Востока (видовой состав, распространение, местообитания). В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Тр. БПИ, 51 (154) : 26—29. Владивосток.

1979. Сосудистые растения окрестностей г. Владивостока. Комаровские чтения, 27 : 3—8. Владивосток.

1981. Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., Наука. 411 с. (Совместно с Г. А. Белой, Н. Н. Гурзенковым, Т. В. Егоровой, В. Л. Морозовым, Т. И. Нечаевой, Н. С. Пробатовой, К. Д. Степановой, С. С. Харкевичем, Н. Н. Цвелевым).

П. Г. Горовой

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 6 II 1982

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 (477) 58 (208)

VII СЪЕЗД УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (Ялта, 22—23 IV 1982)

V. D. SAVITSKY. THE VIIth CONFERENCE OF THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (YALTA, APRIL 22—23, 1982)

22 и 23 IV 1982 в г. Ялте состоялся VII съезд Украинского ботанического общества (УБО), который подвел итоги научной и организационной деятельности общества за пять лет, прошедших со времени проведения VI съезда (Донецк, 1—3 IV 1977). Съезд обсудил состояние и перспективы развития наиболее актуальных и важных направлений современной ботанической науки в республике, определил пути развития ведущих ботанических дисциплин в свете решений XXVI съезда КПСС и в соответствии с потребностями народного хозяйства, наметил пути интенсификации ботанических исследований, укрепления связей с производством, улучшения научной организации и координации.

Организаторы съезда — ботаники Никитского ботанического сада, объединенные в Ялтинском отделении УБО (59 членов), имеют значительные достижения в области фитомелиорации природных ландшафтов, изучения возможных уровней рекреационных нагрузок, охраны, обогащения флоры интродуцентами и т. д., что играет решающую роль в создании благоприятных санитарно-гигиенических условий в одном из популярнейших в стране курортных регионов.

В работе съезда приняли участие 112 делегатов от 18 отделений и 15 групп УБО и многочисленные гости.

Съезд открыл Президент Украинского ботанического общества академик АН УССР **К. М. Сытник.** С приветствием к делегатам обратились первый секретарь Крымского обкома КП Украины **Н. В. Багров** и почетный президент ВБО академик **Е. М. Лавренко.** Минутой молчания почтили делегаты и гости память украинских ботаников, ушедших из жизни за время между VI и VII съездами УБО, среди них такие известные ученые, как А. И. Барбарич, П. А. Власюк, В. П. Зосимович, М. И. Котов, М. В. Клоков, А. С. Лазаренко и др.

Участники съезда заслушали пять научных докладов, прочитанных ведущими учеными Украины.

Директор Государственного Никитского ботанического сада **Е. Ф. Молчанов** в своем докладе «Никитский ботанический сад в развитии ботанических исследований» рассказал о важнейших достижениях возглавляемого им учреждения в изучении природной флоры и растительности Крыма, об успешном воплощении новейших достижений в области зеленого строительства, интродукции, селекции, охраны растительного мира в практике оптимизации и стабилизации природных ландшафтов всесоюзной здравницы — Южного берега Крыма. Проводится работа по обогащению природной флоры, ассортимента сельскохозяйственных и декоративных культур новыми высокодекоративными интродуцентами, сортами плодово-ягодных деревьев и кустарников. Особое внимание докладчик уделил перспективам дальнейшего развития ботанических исследований всех научных подразделений Никитского ботанического сада.

Ю. Н. Прокудин (Харьковский государственный университет) выступил с докладом, в котором дал глубокий анализ состояния и перспектив развития ботаники в высших учебных заведениях республики. Он подчеркнул, что КПСС и ЦК Компартии Украины уделяют большое внимание вузам не только в плане улучшения учебного процесса, но и в связи с развитием вузовской науки. На конкретных примерах научной деятельности ботанических кафедр вузов УССР докладчик показал причины недостатков и значительные успехи в отдельных вузах. Возложенные на вузы задачи по подготовке высококвалифицированных специалистов, подчеркнул докладчик, могут быть осуществлены только на основе освоения работниками вузов последних достижений науки и производства.

Большой интерес вызвал доклад **В. Н. Голубева** «Актуальные вопросы экологических исследований и охраны природы». Докладчик очертил широкий круг исследований в биогеоценотическом аспекте, актуальность которых в нашей стране быстро возрастает и со временем приобретает все большее практическое значение. Задачи ботаников в решении вопросов рационального природопользования, улучшении окружающей среды и охраны фитогенофонда и исчезающих фитоценозов становятся все более ответственными. В докладе обращено внимание на назревшую необходимость глубокого теоретического осмысления современных экологических и природоохранных проблем, усовершенствования координации научных работ в многоплановых комплексных программах.

Вице-президент УБО **И. А. Дудка** ознакомила участников съезда с перспективами развития микологической науки в СССР. В ее докладе был сделан обзор достижений современной микологической науки за последнее десятилетие, в частности внимание акцентировалось на интенсивном развитии флористико-систематического и прикладного направлений. За этот период было описано немало новых таксонов грибов не только в рангах видов или родов, но и в рангах семейств и порядков, проведены критические ревизии различных систематических групп грибов, созданы новые классификации, выдвинуты рабочие гипотезы в отношении происхождения и филогенетических связей отдельных групп грибов. Работы, связанные с задачами практики, в основном касались искусственного культивирования съедобных грибов, исследования возбудителей болезней растений, человека и животных и др.

Директор Института физиологии растений АН УССР **Д. М. Гродзинский** ознакомил слушателей с достижениями современной фитофизиологии и с тенденциями ее развития. В своем докладе он указал на необходимость интенсификации исследований по наиболее перспективным направлениям физиологии растений и на использование ее достижений в промышленном и сельскохозяйственном производстве.

Делегаты съезда заслушали отчет о работе УБО (**К. М. Сытник**) и отчет Ревизионной комиссии УБО (**А. Ф. Бачурина**).

Проведено избрание на новый срок Совета УБО в количестве 64 человек. Из его состава делегаты съезда избрали президента УБО (К. М. Сытник), вице-президентов (А. М. Гродзинский, И. А. Дудка, Е. Н. Кондратюк, Е. Ф. Молчанов, Ю. Р. Шеляг-Сосонко), ученого секретаря (В. Д. Савицкий) и казначея (О. Л. Ловелиус). Избран Президиум Совета УБО в количестве 17 человек (О. Б. Блюм, А. М. Гродзинский, И. А. Дудка, Б. В. Заверуха, С. Н. Зиман, Е. Н. Кондратюк, Е. Л. Кордюм, О. Л. Ловелиус, К. А. Малиновский, Н. П. Масюк, Е. Ф. Молчанов, Л. И. Мусатенко, Ю. Н. Прокудин, В. Д. Савицкий, Й. Й. Сикура, К. М. Сытник, Ю. Р. Шеляг-Сосонко) и Ревизионная комиссия (В. П. Гелюта, В. А. Корженевский, В. В. Протопопова, В. Н. Самородов, К. А. Семенихина).

Почетными членами УБО избраны М. М. Голлербах, А. Ф. Бачурина, В. И. Билай. Для делегатов съезда УБО была организована экскурсия по живописным местам юго-западного Крыма и в Севастополь с посещением панорамы героической обороны 1857 г.

РЕЗОЛЮЦИЯ VII СЪЕЗДА УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Заслушав и обсудив отчетный доклад президента Украинского ботанического общества К. М. Сытника о работе избранных предыдущим съездом Совета УБО и Президиума Совета УБО за период между VI и VII съездами, с 3 IV 1977 по 22 IV 1982, а также научные доклады по ведущим вопросам фитобиологии, VII съезд УБО отмечает, что Совет УБО и Президиум Совета УБО всячески добивались выполнения всех мероприятий, намеченных высшими руководящими органами общества, принимали меры по усилению руководства подразделениями УБО, нацеливали общество на решение актуальных теоретических и практических проблем ботаники, связанных с общим научным прогрессом и развитием народного хозяйства, способствовали улучшению контактов научно-исследовательских учреждений с кадрами вузов и т. д.

Украинские советские ботаники, вдохновленные решениями XXVI съезда КПСС и XXVI съезда КП Украины, успешно выполнили планы X пятилетки и активно включились в выполнение заданий XI пятилетки. Усилия украинских ботаников были нацелены на решение вопросов рационального использования и обогащения растительного мира, защиты воздушного и водного бассейнов от загрязнения, оптимизации агрофитоландшафтов, охраны фитогенофонда; украинские ботаники внесли определенный вклад в ускорение темпов научно-технического прогресса и повышения благосостояния народа. За отчетный период ботаники УССР достигли значительных успехов в решении актуальных вопросов ботанической науки на основе применения новых методов исследований, интенсификации и сочетания их с прак-

тическими запросами производства. Существенный вклад в развитие ботанической науки на Украине вносят ботанические коллективы вузов. Однако исследования по систематике высших растений, а также флористике и систематике низших растений и мохообразных недостаточны в связи с отсутствием соответствующих специалистов. Несмотря на то, что ботанические кафедры обеспечены кадрами высшей квалификации, вузовские ботанические сады работают в значительной мере изолированно от них.

На надлежащем уровне осуществляется научно-организационная работа в отделениях и группах УБО. Вокруг УБО продолжается сплочение организаций и граждан республики, которые проявляют значительный интерес к проблемам современной ботаники, принимают участие в исследованиях в области фитобиологии и осуществляют пропаганду ее достижений.

УБО — крупнейший республиканский филиал Всесоюзного ботанического общества, оно насчитывает в своем составе 2062 ботаника, которые плодотворно работают в научно-исследовательских учреждениях, высших учебных заведениях, школах, других организациях республики.

УБО за период между VI и VII съездами направляло усилия научных сотрудников республики на углубленное изучение флоры и растительности, структуры и функций растительных организмов от субмолекулярного до биогеоценотического уровней, на разработку теоретических основ охраны природы и научных проблем сохранения и восстановления природных ресурсов. Особенное внимание уделялось внедрению достижений науки в практику народного хозяйства.

За отчетный период редколлегия УБО издала два сборника статей «Актуальные проблемы современной ботаники» и «Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений». Редколлегия издала также первый за годы существования УБО «Довідковий посібник», содержащий, кроме исторического очерка и устава общества, сведения о персональном составе всех подразделений. Накануне съезда вышел из печати сборник тезисов, который включает наиболее полную за все время информацию о состоянии ботанической науки на Украине — содержит 617 тезисов докладов, прочитанных 920 авторами на заседаниях секций, отделений и групп. Общий объем изданной редколлегией УБО продукции превысил в отчетном периоде 80 печ. л.

Большого внимания заслуживает работа, проведенная членами общества по пропаганде достижений фитобиологии среди трудящихся республики. Прочитано лекций и проведено экскурсий — около 25 тыс., опубликовано свыше 2 тыс. научно-популярных статей, брошюр, буклетов и плакатов, осуществлено 572 выступления по радио и телевидению.

Съезд единодушно одобряет деятельность Совета, Президиума Совета и Ревизионной комиссии УБО за период с 3 IV 1977 по 22 IV 1982 и считает их работу удовлетворительной; главными задачами украинской советской ботанической науки на ближайший период съезд считает:

— всестороннее укрепление связей всех отраслей ботанической науки с производством;
— усиление контактов научных учреждений и ботанических кафедр вузов с промышленными предприятиями, проектными организациями, министерствами и ведомствами путем выполнения комплексных планов, общих работ и заключения договоров о научном содружестве;
— углубленное изучение закономерностей развития растительного покрова республики, разработка теоретических основ его охраны, рационального использования и прогнозирования состояния на будущее;
— всестороннее изучение флоры УССР, выявление пригодных для хозяйственного использования растительных ресурсов, разработка теоретических основ систематики растений, исследование морфологии, онтогенеза, видообразования, микро- и макроэволюции высших и низших растений;
— расширение исследований по комплексной стойкости всех культурных растений, в том числе интродуцированных;
— исследование структуры и функций на всех уровнях организации;
— разработка научно обоснованной сети заповедных ботанических объектов в республике;
— широкое внедрение в производство интродуцентов и других полезных в народном хозяйстве растений;
— автоматизация научных исследований, интенсивное использование математических методов обработки результатов.

Съезд считает необходимым уделять большее внимание подготовке кандидатских и докторских диссертаций и поручает руководящим органам УБО содействовать стажировке и

консультированию диссертантов в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и на кафедрах вузов, где имеются соответствующие специалисты.

Съезд просит Совет ботанических садов Украины и Молдавии разработать и принять положение о вузовских ботанических садах как баз исследования растений специалистами ботанических кафедр.

Съезд считает необходимым ходатайствовать перед:

1) Минвузом СССР о включении в учебные планы студентов-биологов общего курса почвоведения, что необходимо для подготовки квалифицированных специалистов в областях экологии, охраны природы и рационального использования природных ресурсов.

2) Президиумом АН УССР о возможности создания отдельного печатного органа УБО.

Съезд считает целесообразным обязать руководство Каменец-Подольского отделения УБО подготовить нужную документацию для обоснования необходимости установления заповедного режима на Товтровом кряже, на Подолье.

Съезд одобряет практику организации обществом и его отделениями симпозиумов, семинаров и научно-практических конференций.

Съезд считает необходимым публикации отделениями и группами УБО региональных сборников трудов по отдельным областям ботанической науки, особенно определителей растений и справочной ботанической литературы.

Съезд поручает Совету УБО принять меры для организации и проведения на высоком уровне VII Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества на базе Донецкого ботанического сада АН УССР (май 1983 г.).

Одной из важнейших задач всего общества съезд считает привлечение в члены УБО ботаников республики и коллективных членов; необходимо, чтобы каждая административная область УССР была представлена в УБО областным отделением.

Съезд считает целесообразным командировки членов Совета УБО и Президиума Совета УБО в низовые организации общества для ознакомления с их работой, обмена опытом и оказания помощи в научной и организационной деятельности.

Съезд считает целесообразным проведение VIII съезда УБО в 1987 г. Место проведения съезда будет установлено позже.

В. Д. Савицкий.

Киев. Получено 10 VI 1982.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *Т. А. Румянцева*

Сдано в набор 8.12.82. Подписано к печати 28.02.83. М-38316. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$. Бумага № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 8$^{1}/_{2}$+8 вкл. (1 печ. л.). Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 15.29. Тираж 2295. Тип. зак. 2041.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

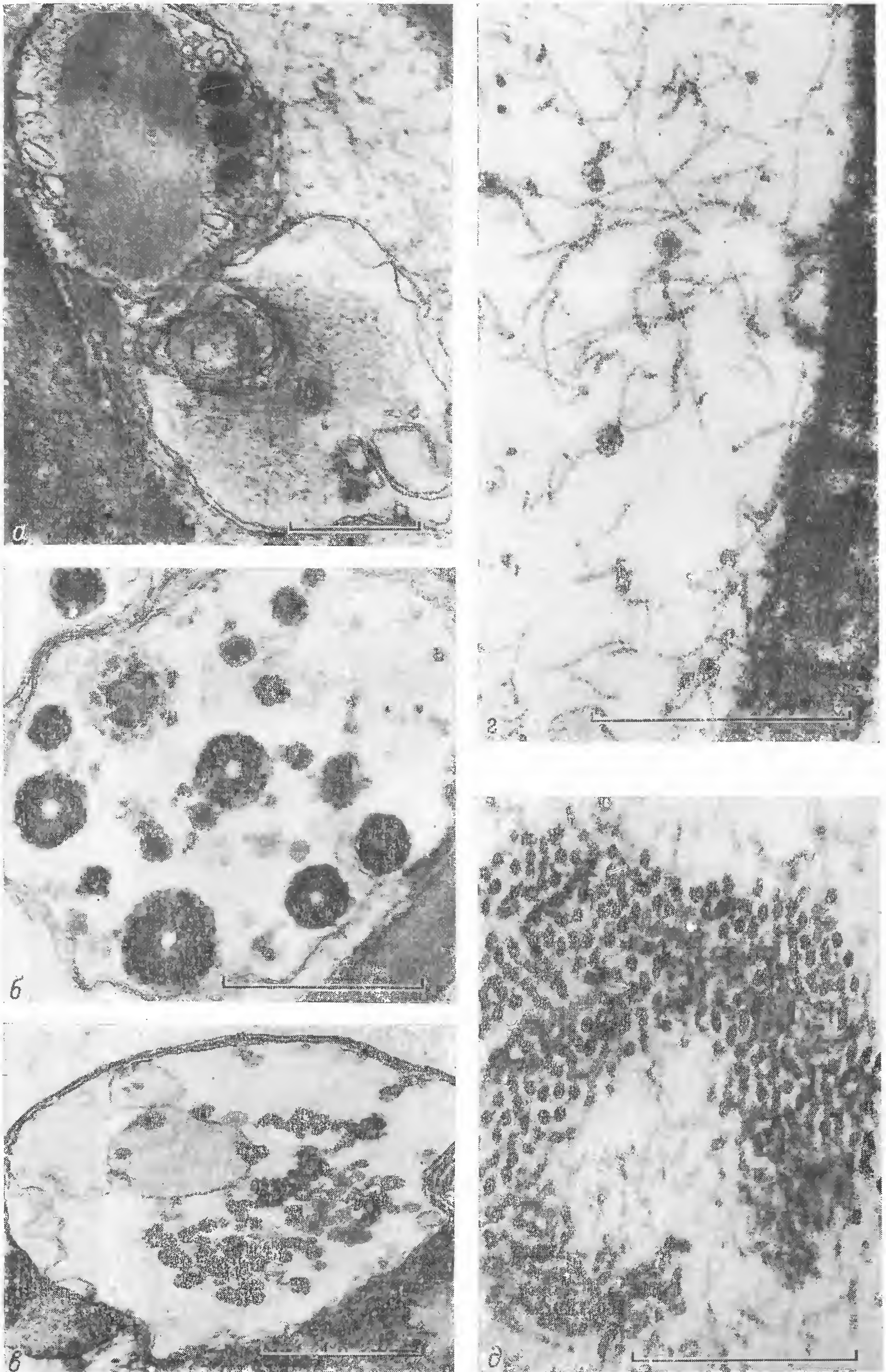


Рис. 2. Таксономические вариации структуры ситовидных элементов по типу пластид и форме Ф-белков.

а — белковые пластиды, *Bassia hyssopifolia*; *б*, *в* — крахмальные пластиды, *Azorina vidalii* (*б*) и *Lycium ruthenicum* (*в*); *г* — фибриллярный спиральный Ф-белок, *Nymphaea lotus*; *д* — трубчатый Ф-белок, *Lycium ruthenicum*. Масштабная линейка на рис. 2, 4, 5, 7 равна 1 мкм.

К с. 293

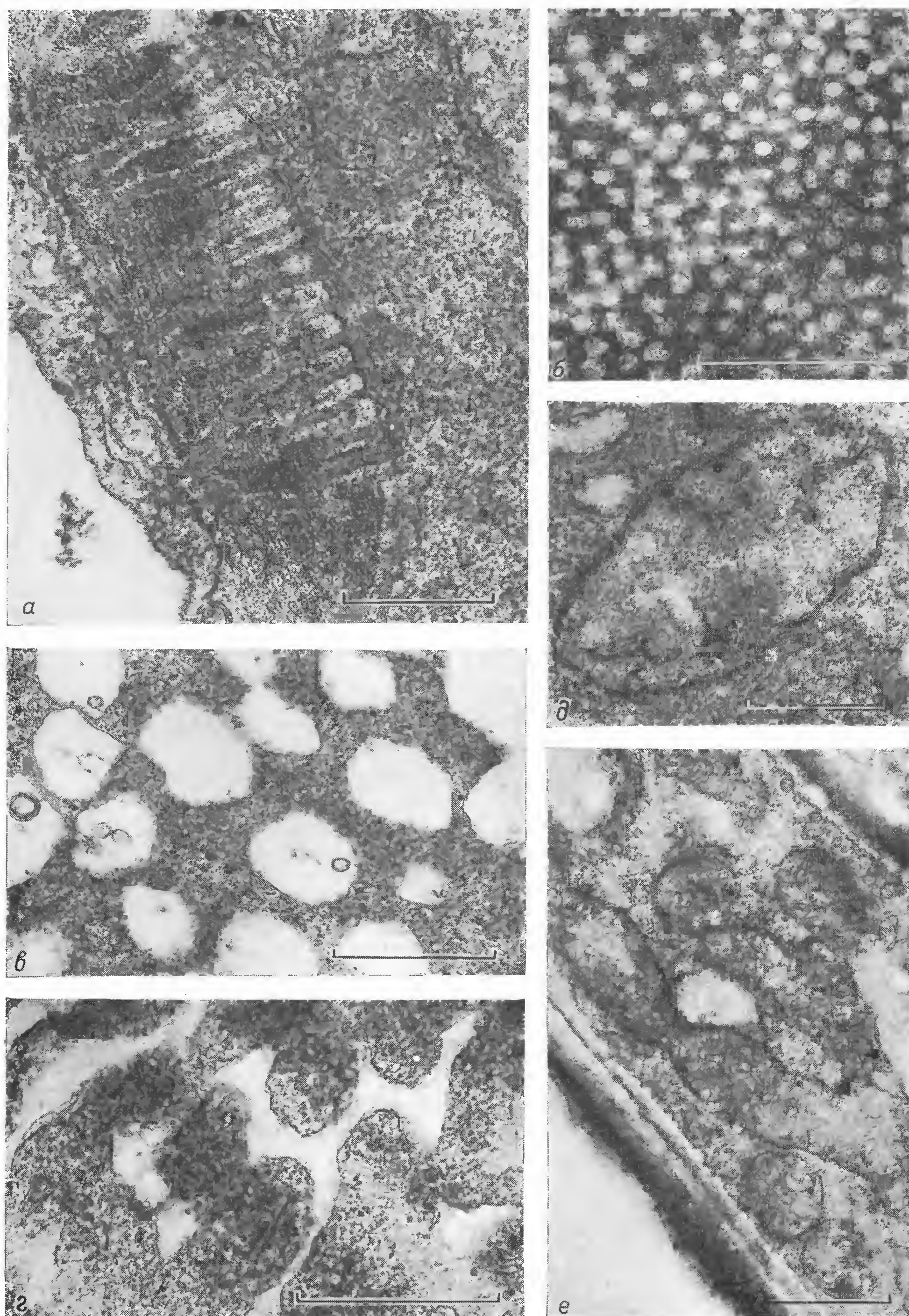


Рис. 4. Особенности структуры спутников ситовидных элементов в жилках I типа.

а, *б* — плазмодесменное поле, поперечный (*а*) и продольный (*б*) срезы клеточной оболочки, *Fraxinus ornus*; *в*, *г* — расширенные и разветвленные каналы агранулярного эндоплазматического ретикулума, *Fraxinus ornus* (*в*) и *Lycopus europaeus* (*г*); *д* — лейкопласт, *Fraxinus ornus*; *е* — разветвленная митохондрия (фрагмент митохондриального ретикулума), *Betula pubescens*.

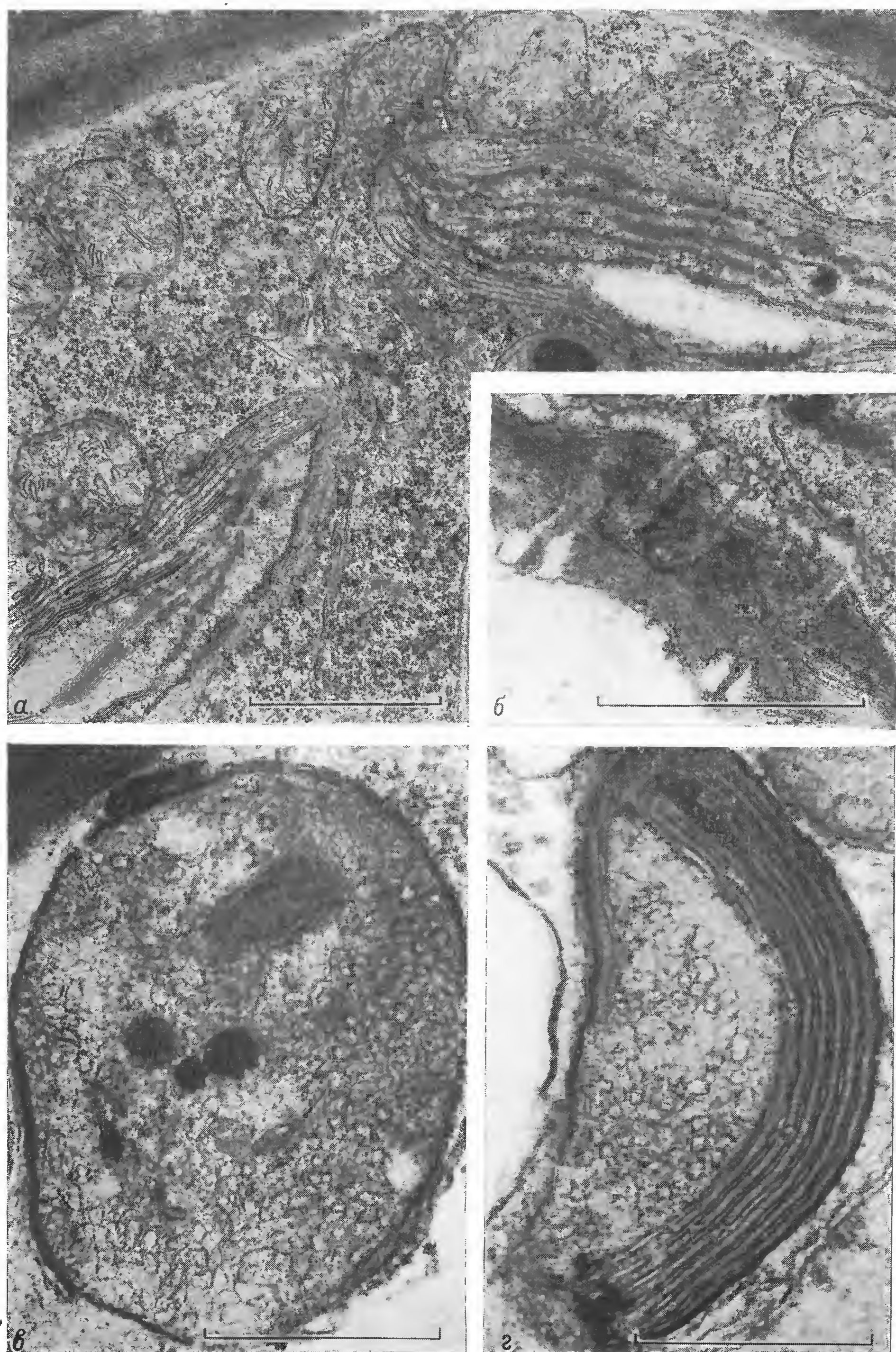


Рис. 5. Особенности структуры спутников ситовидных элементов в жилках II типа.

а — ровная без плазмодесменных полей и протуберанцев оболочка, многочисленные разветвленные митохондрии, слегка расширенный эндоплазматический ретикулум, хлоропласты с едва намеченной гранальной структурой тилакоидов, *Suaeda corniculata*; *б* — одностороннее плазмодесменное поле на стенке, обращенной к ситовидному элементу (плазмодесмы переходят в отверстия ситовидного поля), *Convolvulus arvensis*; *в*, *г* — агранальные хлоропласты, *Azorina vidalii*.

К с. 294

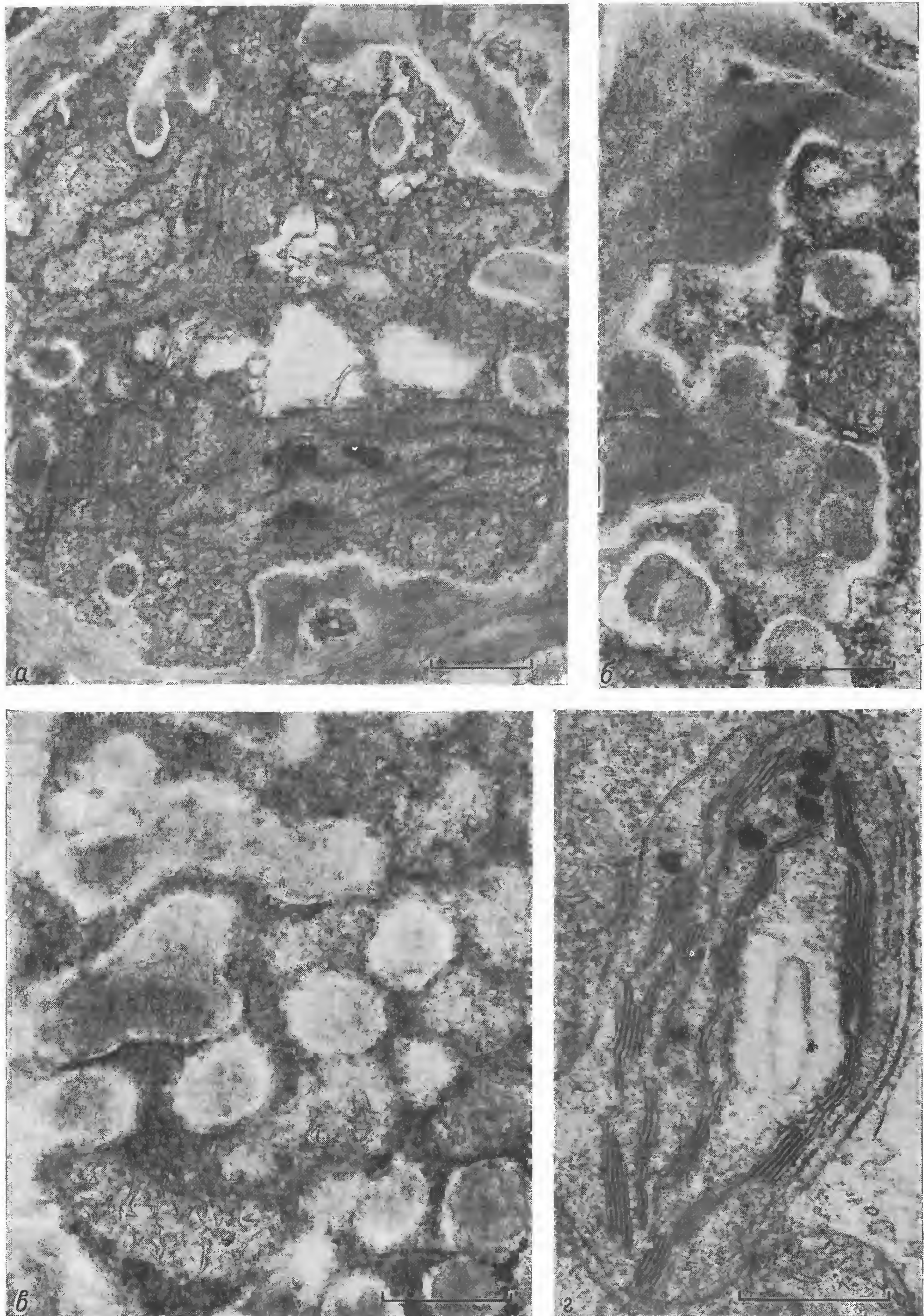


Рис. 7. Особенности структуры спутников ситовидных элементов в жилках III типа.

а — выросты (протуберанцы) оболочки, *Sphaerophysa salsula*; *б* — объединение отдельных выростов в лабиринт, *S. salsula*; *в* — распределение сечений митохондриального ретикулума между сечениями лабиринта оболочки на поперечном срезе клетки, *Inula helenium*; *г* — гранальный хлоропласт, *Lycium ruthenicum*.

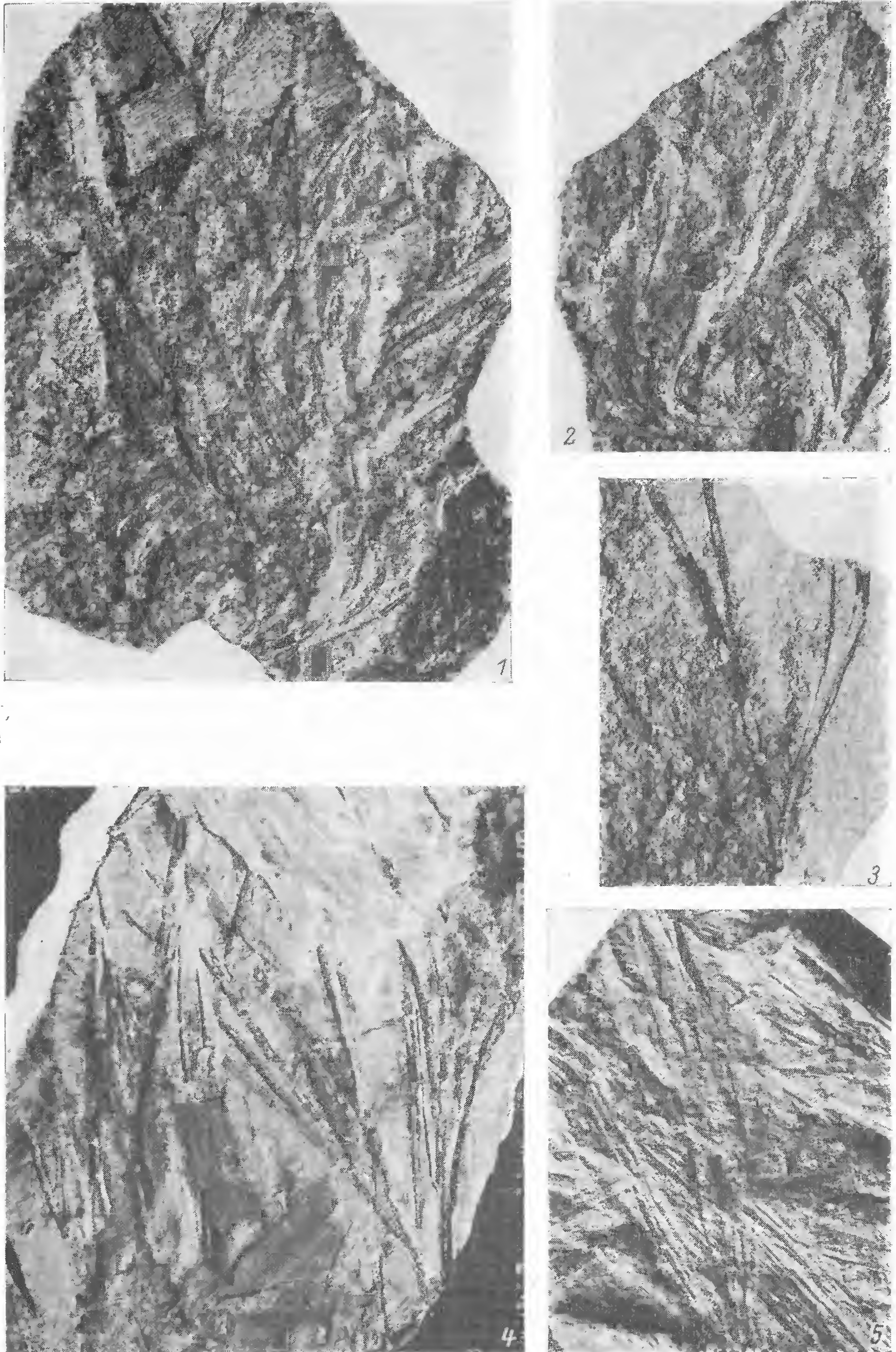


Рис. 2. *Czekanowskia ninae*.

1, 2 — отпечаток и противоотпечаток неполного пучка листьев; *3* — участок листа, дважды дихотомически рассеченный, р. Леписке, эксеняхская свита. ВНИГРИ, обр. 744/30 (голотип), 30а, 31; *4* — неполные листья, р. Берис, берисская свита. ВНИГРИ, обр. 815/84; *5* — неполный пучок листьев, устье р. Берис, огонер-юряхская свита, ВНИГРИ, обр. 815/83. *1—5* — нат. вел.

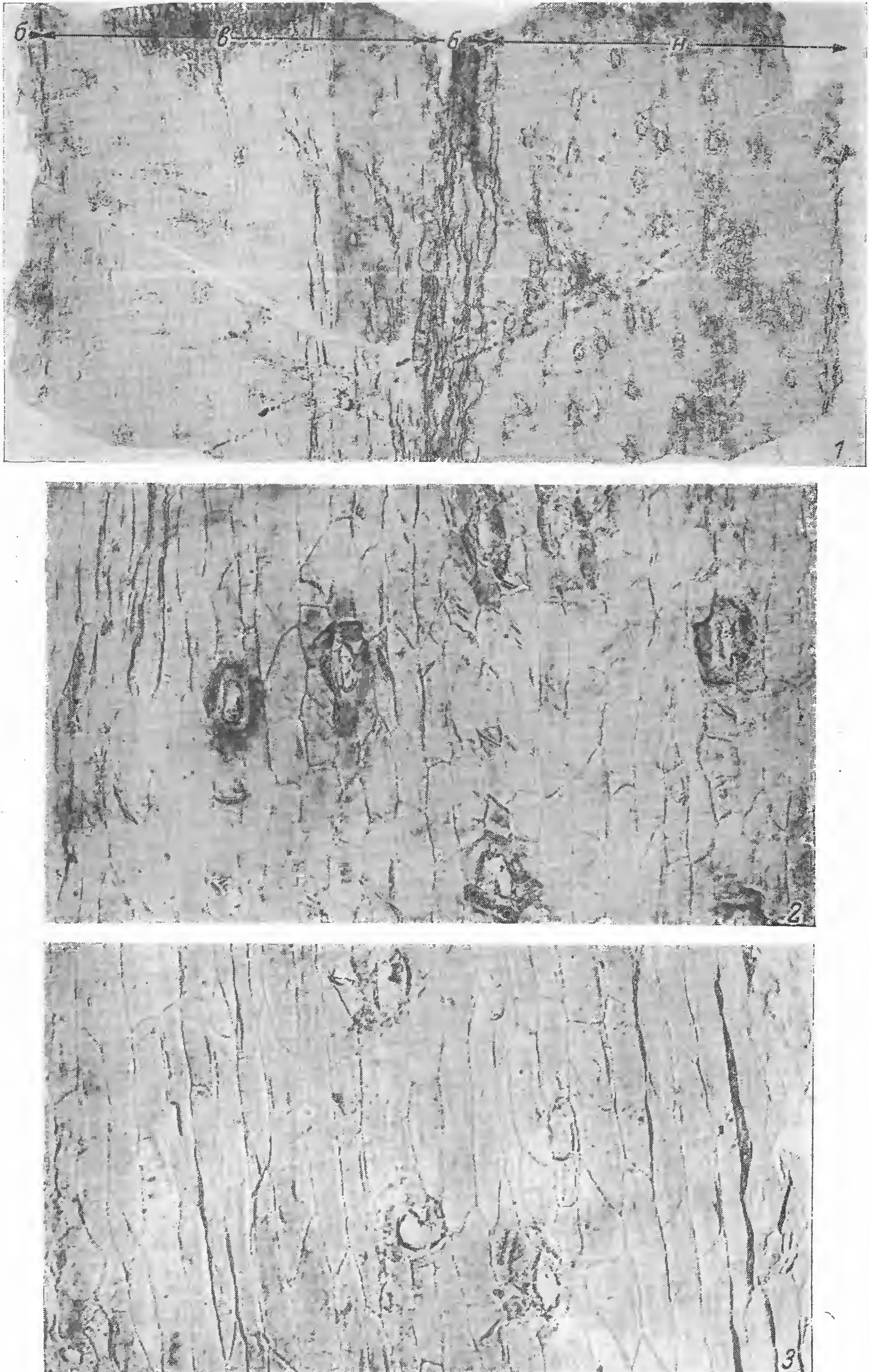


Рис. 3. *Czekanowskia ninae.*

1 — развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая полным нижней (*н*), боковой (*б*) и верхней (*в*) поверхностям, ×50; *2, 3* — участки нижней (*2*) и верхней (*3*) эпидермы того же сегмента, ×240. Все препараты с голотипа, обр. 744/30 (рис. 2, *1*).

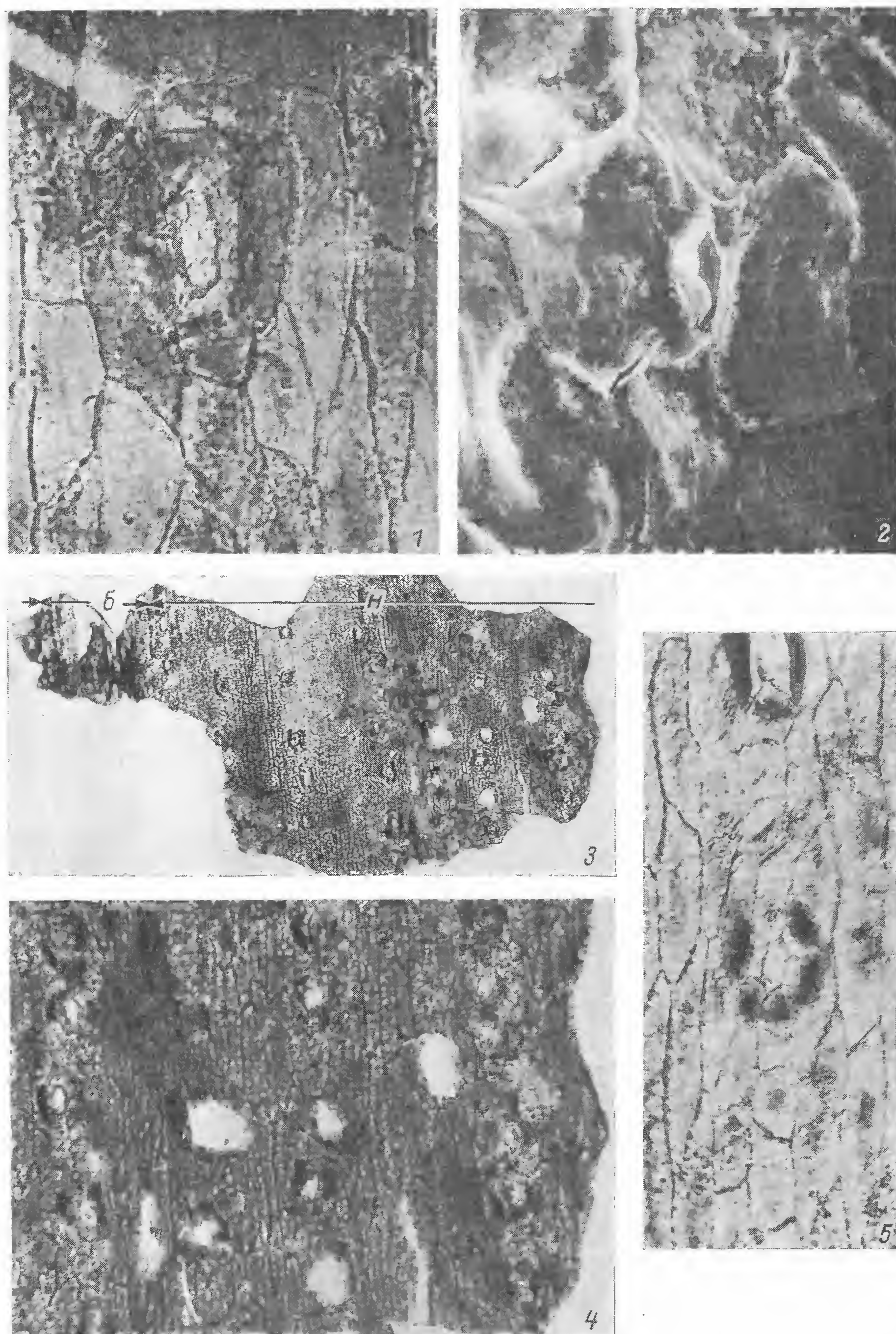


Рис. 4. *Czekanowskia ninae.*

1 — устьице, ×450; *2* — устьице, снятое изнутри на электронном сканирующем микроскопе CWIKSKAN-100, ×1000; *3* — развернутая кутикулярная пленка, соответствующая нижней (*н*) и боковой (*б*) поверхностям сегмента листа, ×50; *4*, *5* — участок нижней эпидермы (увел.: *4* — 100, *5* — 200). Препараты *1*, *2* — с голотипа, обр. 744/30 (рис. 2, *1*); *3*, *4* — с обр. 815/84 (рис. 1, *4*).

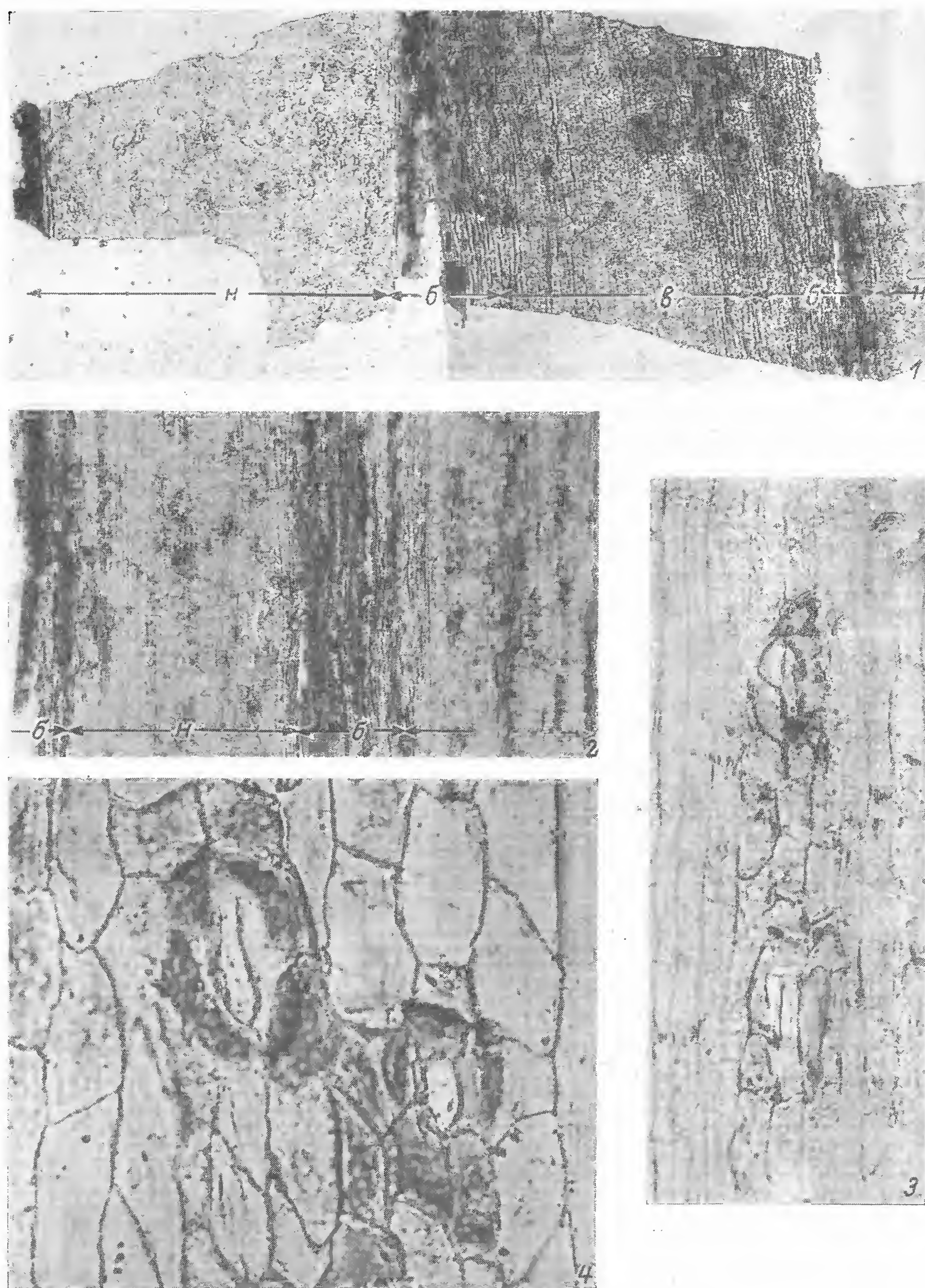


Рис. 5. *Czekanowskia ninae*.

1 — полная развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая нижней (*н*), верхней (*в*) и двум боковым (*б*) поверхностям, ×50; *2* — то же с более широкого сегмента, ×50; *3* — устьица на верхней поверхности того же сегмента, ×240; *4* — два устьица на нижней поверхности листа, ×240. Препараты *1—3* — с обр. 815/83 (рис. 2, *5*); препарат *4* — с голотипа, обр. 744/30 (рис. 2, *1*).

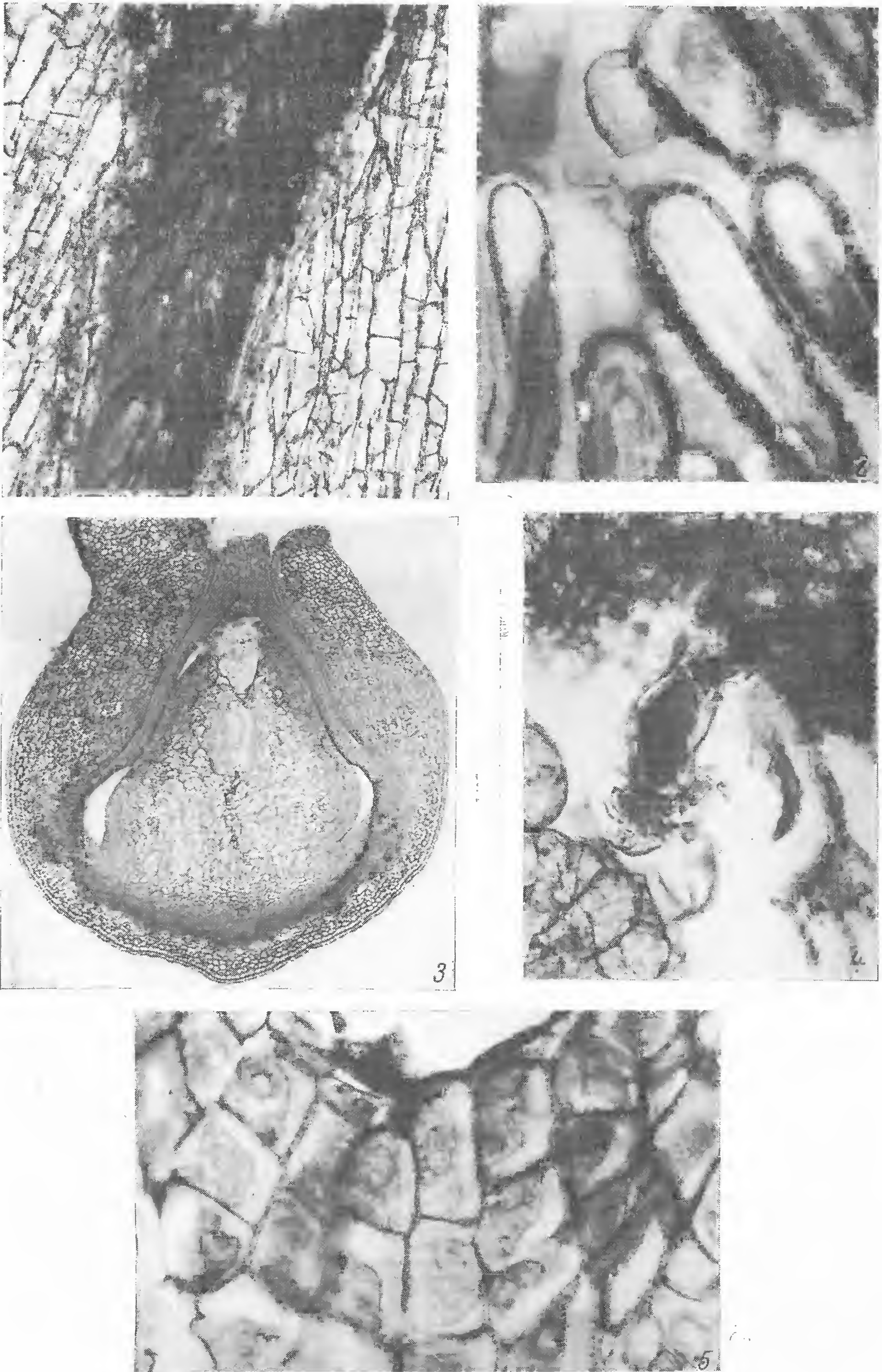


Рис. 1. Особенности строения эмбриональных структур *Nelumbo nucifera* в процессе оплодотворения.

1 — канал для проведения пыльцевых трубок в завязи; *2* — удлиненные сосочкообразные клетки, выстилающие канал, *3* — семяпочка на стадии проэмбрио; *4* — пыльцевая трубка, входящая в микропиле; *5* — нуцеллярный колпачок с утолщенными оболочками клеток.

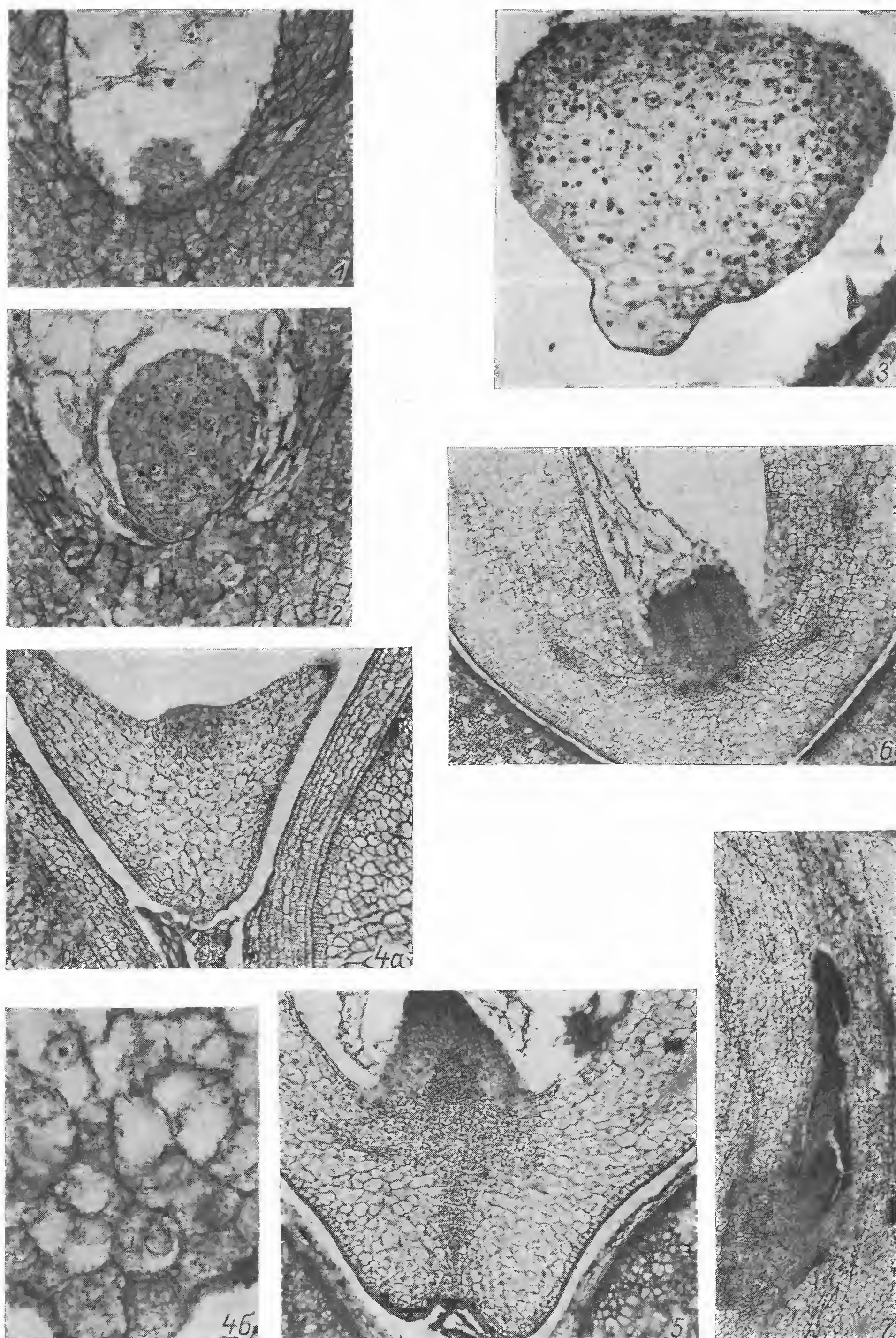


Рис. 11. Развитие зародыша *Nelumbo nucifera*.

1 — проэмбрио; *2* — глобулярный зародыш на стадии формирования эмбриодермы; *3* — сердечковидный зародыш со слабовыраженным суспензором; *4а* — формирование семядолей и точки роста (*4б* — базальная часть зародыша с двуядерными клетками эмбриодермы); *5* — дифференциация примордия первого листа; *6* — дифференциация примордия второго листа почечки; *7* — почечка зародыша, заключенная между семядолями, на стадии дифференциации третьего листа; *8* — двусемядольный зародыш.

К с. 314

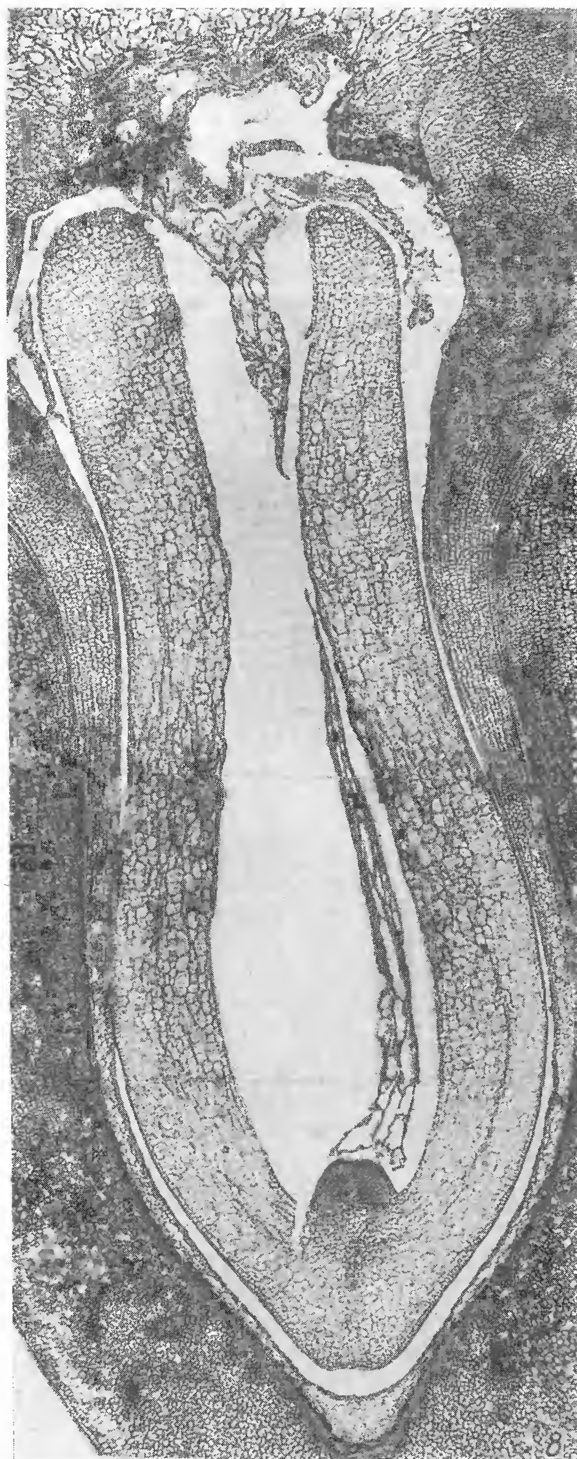


Рис. 11. *(Продолжение)*

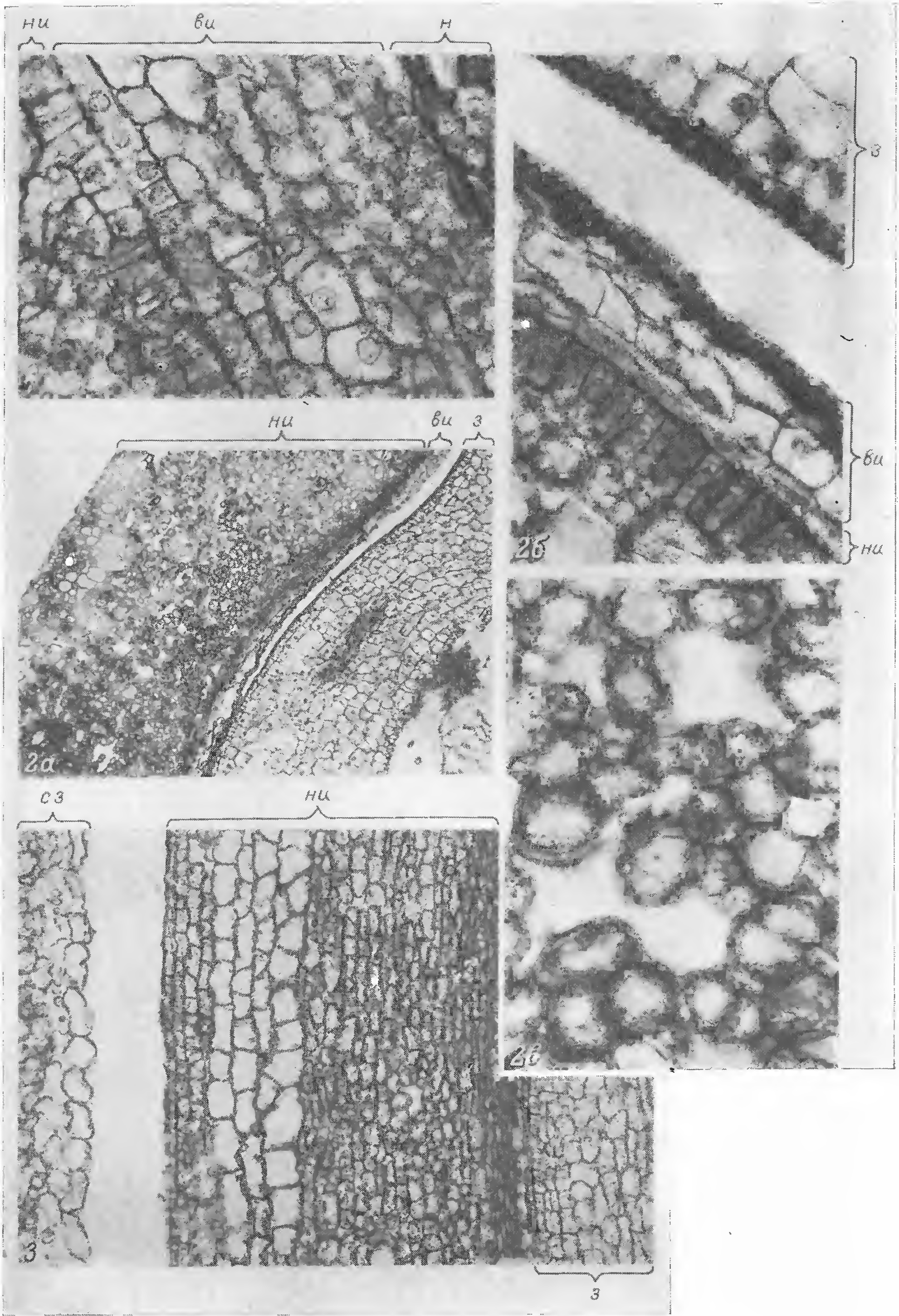
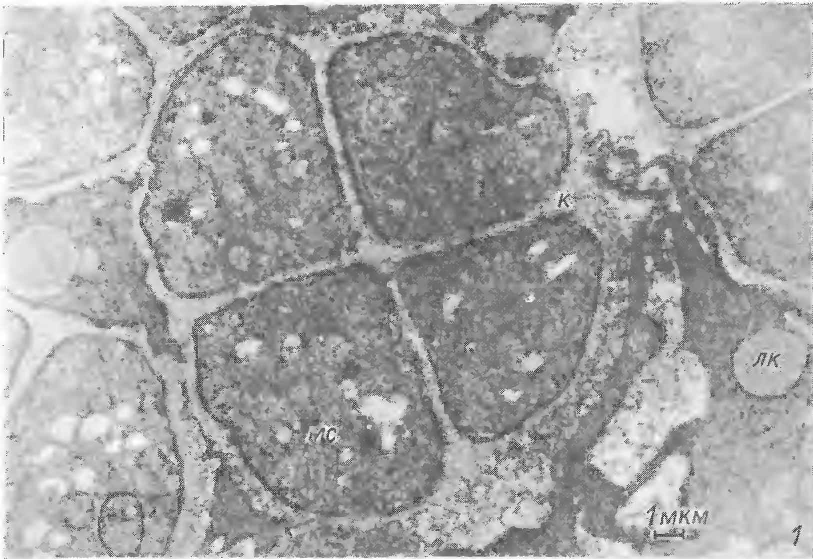
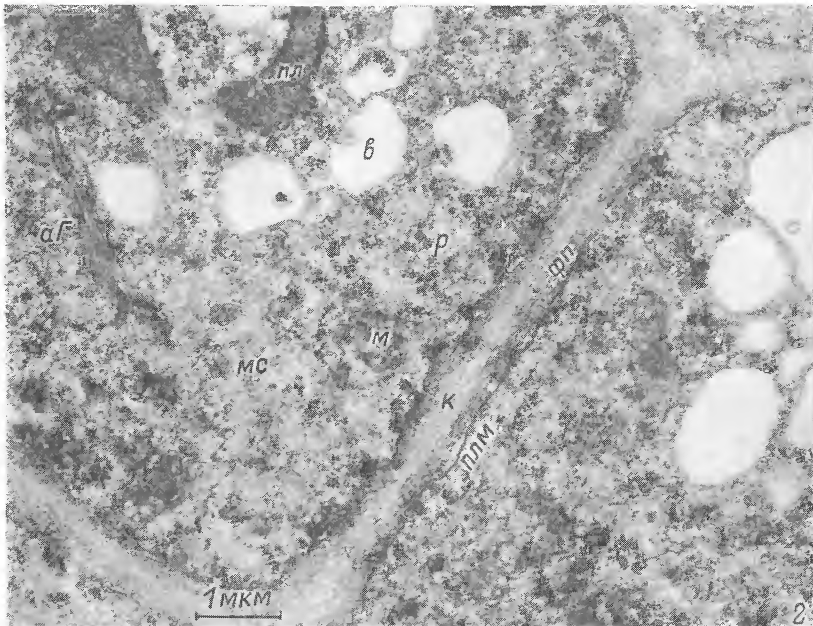


Рис. 13. Развитие семенной оболочки *Nelumbo nucifera*.

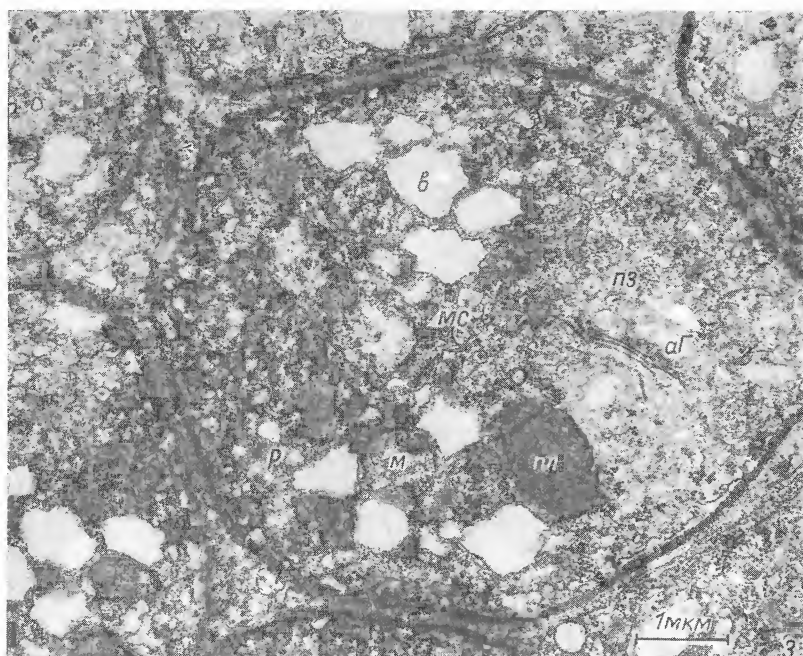
1 — сформированные наружный и внутренний интегументы (*ни* и *ви*); *2а* — фрагмент семяпочки: наружный интегумент, внутренний интегумент с признаками дегенерации, зародыш (*з*); *2б* — внутренний интегумент крупно; *2в* — клетки наружного интегумента с крахмальными зернами и воздушными полостями; *3* — фрагмент семяпочки: наружный интегумент с признаками дегенерации, внутренний интегумент полностью дегенерировал, зародыш (*н* — нуцеллус, *сз* — стенка завязи).

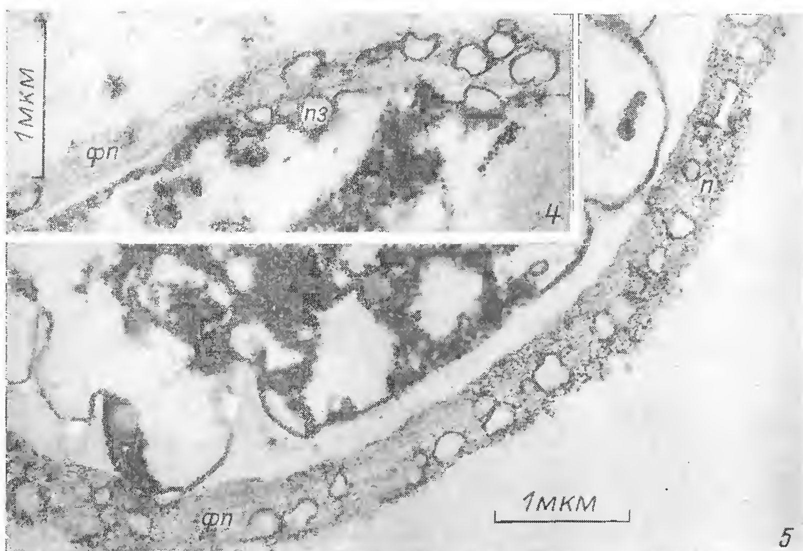




Ультратонкие срезы развивающейся спородермы *Zostera marina.*

аГ — аппарат Гольджи, *в* — вакуоли, *и* — интина, *к* — каллоза, *кз* — крахмальное зерно, *лк* — липидные капли, *м* — митохондрии, *мем* — мембраны, *мс* — микроспора, *нс* — наружный слой, *п* — полости, *пэ* — пузырьки, *пл* — пластиды, *плм* — плазмалемма, *пс* — паутинистый слой, *р* — рибосомы, *фп* — фибриллярный покров, *э* — экзина.





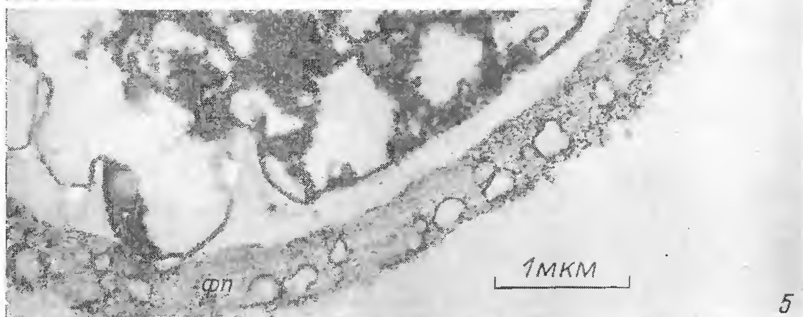


Рисунок *(Продолжение)*

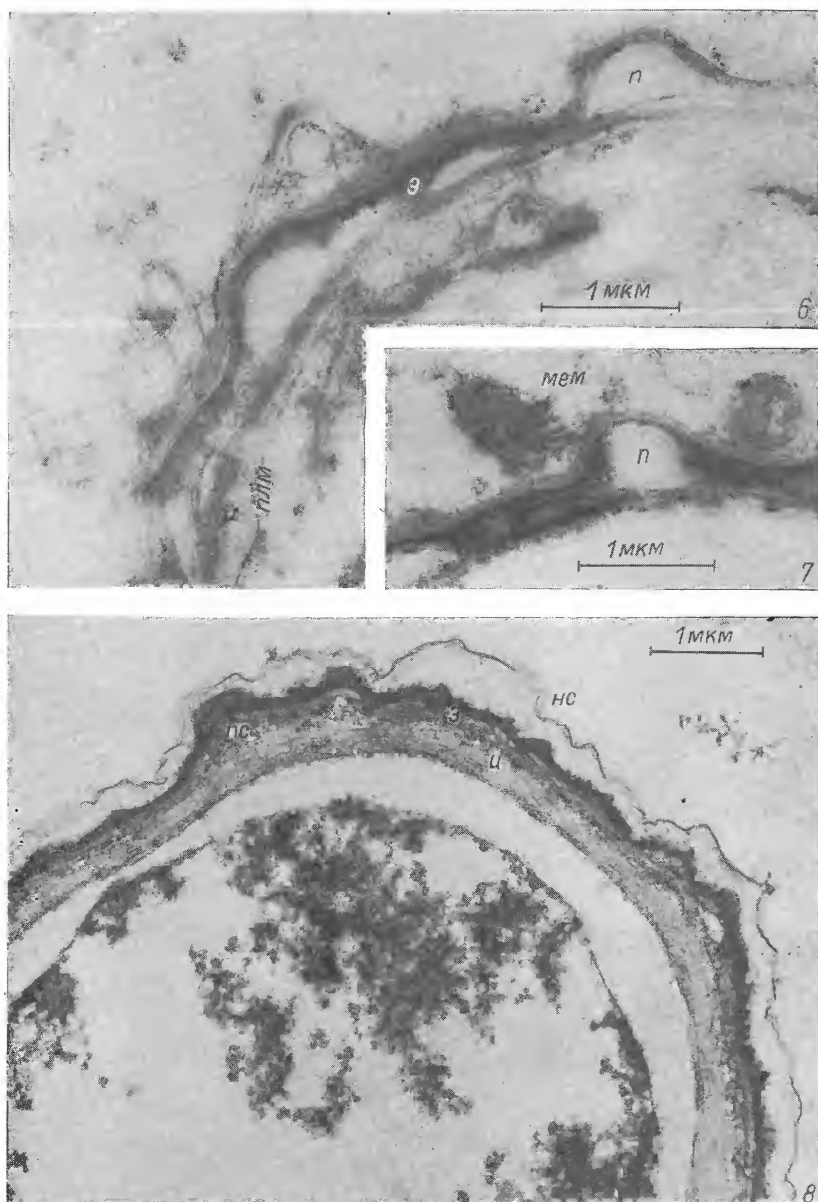


Рисунок *(Продолжение)*

К с. 353

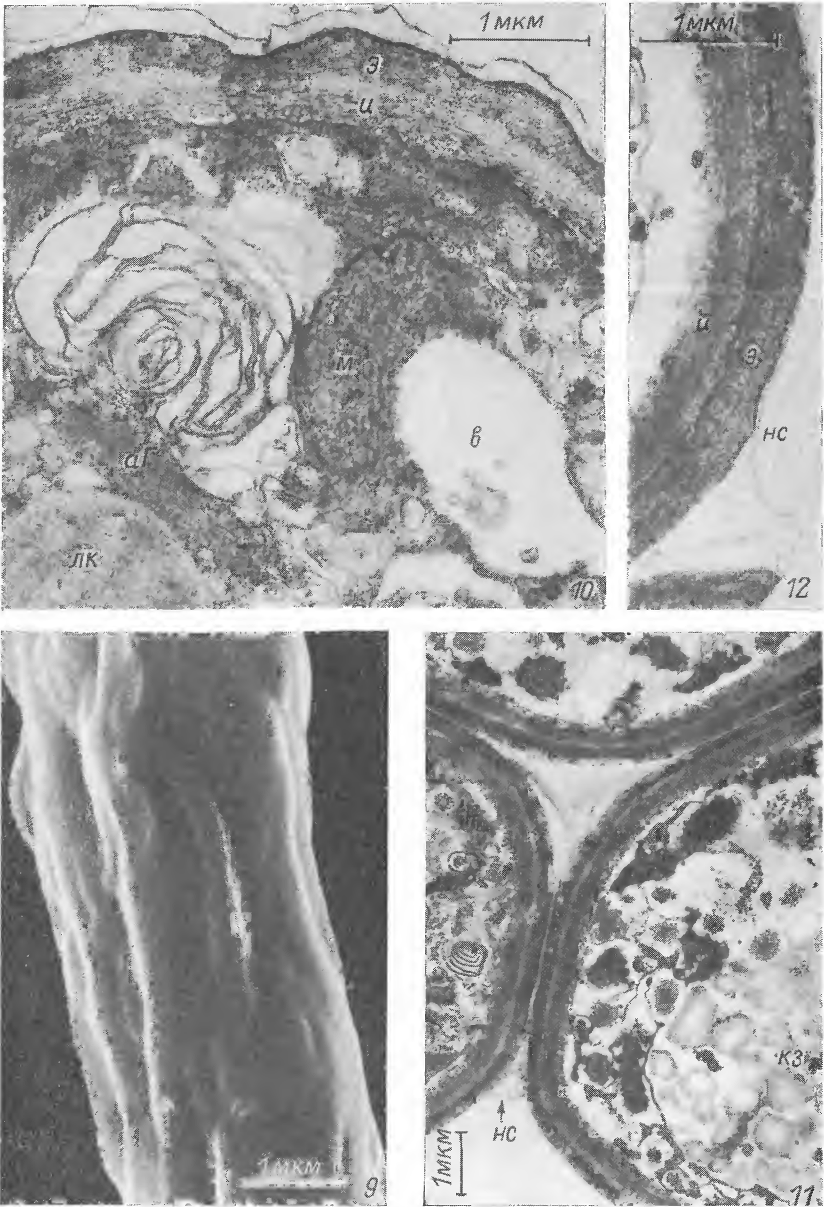


Рисунок *(Продолжение)*

1 р. 90 к.

Индекс
70056